

Stickstoff-Umsätze in Humusaufgaben
von Buchen- und Fichtenwäldern im
Fichtelgebirge (NO-Bayern) und entlang eines
europäischen Nord-Süd-Transektivs

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für
Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

vorgelegt von
Diplom-Biologin
Michaela Hein

2003

Die Arbeit wurde zunächst am
Lehrstuhl Pflanzenökologie
der Universität Bayreuth,
anschließend am
Max-Planck-Institut für Biogeochemie,
Jena, angefertigt.

Inhalt

1	Einleitung.....	1
2	Theorie zur Bestimmung der Stickstoff-Umsatzraten.....	5
2.1	Bestimmung der Bruttoumsatzraten.....	6
2.1.1	Prinzip der ¹⁵ N-Isotopenverdünnungsmethode.....	6
2.1.2	Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Ammonium.....	12
2.1.3	Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Nitrat.....	13
2.2	Bestimmung der Nettoumsatzraten	15
3	Methodik	17
3.1	Probenahme und Aufarbeitung zur Bestimmung der Bruttoumsatzraten	17
3.2	Probenahme und Aufarbeitung zur Bestimmung der Nettoumsatzraten	18
3.3	Bestimmung des Wassergehaltes	19
3.4	Konzentrationsbestimmungen von Ammonium und Nitrat.....	19
3.5	Aufarbeitung der Bodenextrakte und Isotopenanalytik.....	19
3.5.1	Aufarbeitung der Bodenextrakte	19
3.5.2	Isotopenanalytik	22
3.6	Lagerungsdichte	23
3.7	pH-Werte	23
3.8	Konzentration des Gesamtkohlenstoff und –stickstoff der Bodenproben	23
3.9	Elementkonzentrationen der Bodenproben	23
3.10	Depositionsmessung.....	24
3.11	Quellwasseruntersuchung.....	24
3.12	Statistische Auswertung.....	24

4	Standorte	25
4.1	Standorte entlang des Nord-Süd-Transektiv	25
4.2	Standorte im Fichtelgebirge	29
5	Ergebnisse	32
5.1	Quantifizierung der N-Umsatzraten im Fichtelgebirge	32
5.1.1	Brutto-Umsatzraten	32
5.1.2	Netto-Umsatzraten	41
5.2	Vergleich der Brutto- und Netto-Umsatzraten im Fichtelgebirge	44
5.2.1	Mineralisation	44
5.2.2	Nitrifikation.....	46
5.2.3	Brutto- und Netto-Umsätze im Vergleich	47
5.3	Einflußfaktoren auf die N-Umsatzraten im Fichtelgebirge	48
5.3.1	Brutto-Mineralisation	51
5.3.2	Brutto-Nitrifikation	56
5.3.3	Einflüsse auf Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation	61
5.4	Quantifizierung der N-Umsatzraten entlang des europäischen Transektiv	62
5.4.1	Brutto-Umsatzraten	62
5.4.2	Netto-Umsatzraten	71
5.5	Vergleich der Brutto- und Netto-Umsatzraten entlang des europäischen Transektiv	74
5.5.1	Mineralisation	74
5.5.2	Nitrifikation.....	76
5.5.3	Brutto- und Nettoumsätze im Vergleich.....	78
5.6	Einflußfaktoren auf die N-Umsatzraten entlang des europäischen Transektiv	79
5.6.1	Brutto-Mineralisation	83
5.6.2	Brutto-Nitrifikation	92
5.6.3	Einflüsse auf Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation	98
5.7	Vergleich der N-Umsatzraten von Buchen- und Fichtenwäldern.....	99
5.8	Vergleich der N-Umsatzraten kontinental – regional.....	101
5.9	N-Kreislauf der Standorte des Transektiv und des Fichtelgebirges im Vergleich	104

6	Diskussion	105
6.1	Methodik	106
6.2	Brutto- und Nettoumsatzraten im Vergleich	109
6.3	Vergleich verschiedener Einflußfaktoren auf Brutto-Umsatzraten	114
6.4	Bedeutung der Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation für den N-Haushalt der untersuchten Standorte	119
7	Zusammenfassung.....	127
8	Summary	130
9	Literaturverzeichnis.....	133
10	Anhang	137

Abkürzungen:

a	Jahr
BITOEK	Bayreuther Institut für Terrestrische Ökosystemforschung
d	Tag
ha	Hektar
MW	Mittelwert
N	Stickstoff
NH ₄	Ammonium
NO ₃	Nitrat
s.d.	Standardabweichung (standard deviation)
TG	Trockengewicht

Standorte:

HL	Haidlasbach
FRL	Farrenleite
RP	Rainungsplatz
SCH	Schacht
WB	Weidenbrunnen

D	Deutschland
Dk	Dänemark
F	Frankreich
I	Italien
N-Sw	Nordschweden
S-Sw	Südschweden

1 Einleitung

Der Stickstoff-(N)-Kreislauf ist der am intensivsten untersuchte biogeochemische Kreislauf im Boden. Stickstoff ist im Boden ständigen Transformationen zwischen organischen und anorganischen Formen unterworfen (z. B. HART et al. 1994b, MYROLD 1999). Der Prozess der Ammonifikation setzt aus der organischen Bodensubstanz Ammonium frei (Abb. 1-1), dieses kann abiotisch fixiert, von Pflanzen oder Mikroorganismen assimiliert oder nitrifiziert werden. Nitrifikation kann autotroph oder heterotroph erfolgen. Bei der autotrophen Nitrifikation nutzen die beteiligten Mikroorganismen CO_2 als Kohlenstoff-(C)-Quelle, bei der heterotrophen Nitrifikation nutzen die Mikroorganismen organischen Kohlenstoff als C-Quelle. Das jeweils gebildete Nitrat kann wiederum von Pflanzen oder Mikroorganismen aufgenommen, denitrifiziert oder mit dem Sickerwasser ausgetragen werden. Mit dem Streufall und dem Absterben von Wurzeln oder Mikroorganismen wird dem Boden wieder Stickstoff in organischer Form zugeführt.

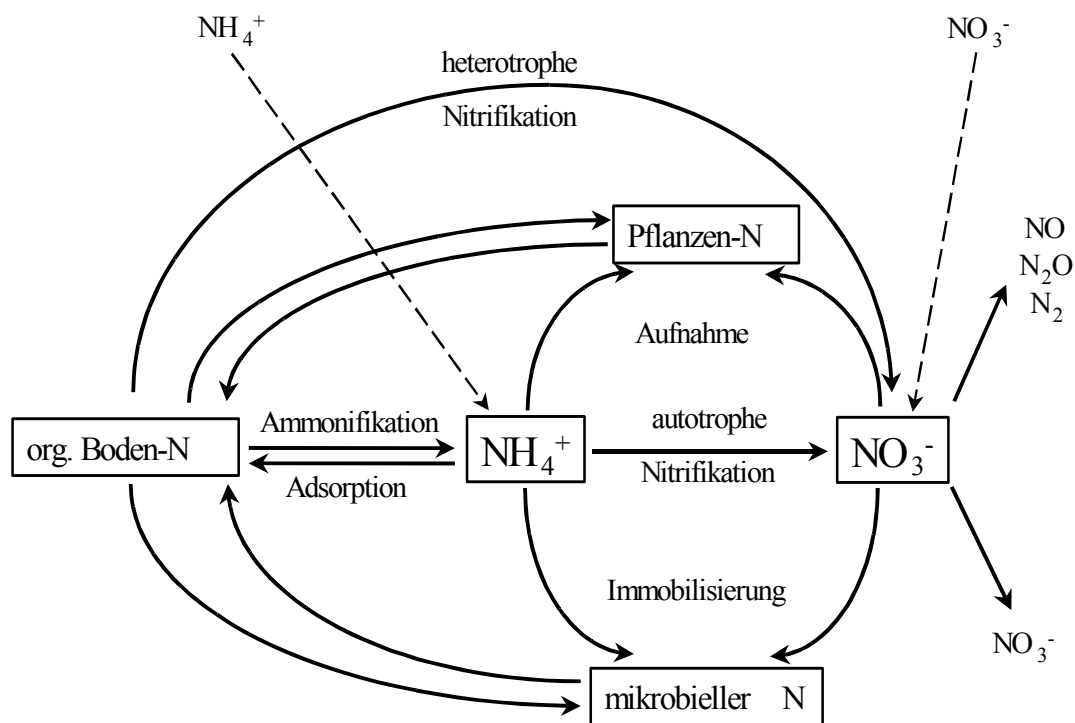


Abb. 1-1: Bodeninterner N-Kreislauf (modifiziert nach DAVIDSON et al. 1992)

Unter natürlichen Bedingungen gilt der N-Kreislauf als geschlossenes System, er kann jedoch u. a. durch anthropogene N-Deposition gestört werden. Der Eintrag von Ammonium und Nitrat erhöht zunächst die verfügbare N-Menge im Boden, wodurch die Umsatzrate im N-Kreislauf gesteigert wird. Wird eine bestimmte Grenze erreicht, nach der der Eintrag die Aufnahmekapazität des Ökosystems übersteigt, kann es zu Nitrat-Austrag ins Grundwasser kommen (GUNDERSEN et al. 1998b). Die Situation jenseits dieser Grenze wird als N-Sättigung bezeichnet. Im Zusammenhang mit dem Austrag von Nitrat werden Kationen ausgewaschen; mit diesem Kationenverlust versauert der Boden und es treten typische Kationen-Mängel auf.

Die Mineralisations- und Nitrifikationsrate bestimmen - neben dem atmosphärischen N-Eintrag -, wieviel N für die Aufnahme durch Pflanzen und Mikroorganismen und damit für Wachstum zur Verfügung steht. PAUL & CLARK (1996) schätzen, daß die Summe aller N-Einträge und Austräge global etwa 0.25×10^{15} g N pro Jahr beträgt, wogegen die Netto-Mineralisation im Boden etwa 3.5×10^{15} g N pro Jahr produziert. Dabei ist die Netto-Mineralisation nur die Differenz zwischen tatsächlicher Mineralisation und mikrobieller Immobilisierung von Stickstoff. Die tatsächliche (= Brutto-) Mineralisation könnte demnach noch deutlich höher sein. Dies unterstreicht die Bedeutung der Brutto-Mineralisation für den bodeninternen N-Kreislauf.

Die Nettoumsatzrate bezeichnet die Differenz der gegenläufigen, gleichzeitig auftretenden Prozesse der N-Produktion und des N-Verbrauchs (HART et al. 1994b). Damit wird zwischen den absoluten Größen von Verbrauch und Produktion von Ammonium und Nitrat nicht unterschieden. Eine Bruttoumsatzrate dagegen beschreibt die Größe der Einzelflüsse. Das ist entweder die Produktion oder der Verbrauch von Ammonium bzw. Nitrat (STARK 2000). Die Brutto-Mineralisation gibt demnach die Gesamtmenge des produzierten Ammoniaks, die Brutto-Nitrifikation die tatsächlich produzierte Menge an Nitrat an. Brutto-NH₄-Verbrauch bzw. Brutto-NO₃-Verbrauch umfassen die Summe aller Ammonium bzw. Nitrat verbrauchenden Prozesse. Die Differenz aus Brutto-Produktion und Brutto-Verbrauch ergibt den Nettoumsatz. Brutto- und Nettoumsatzraten können sich stark unterscheiden, wenn der N-Verbrauch hoch ist.

Die Nitrifikation stellt einen ökologischen Schlüsselprozess dar, da von ihr die Raten der Nitrataufnahme, der Denitrifikation und des Nitrat-Austrags abhängen. Eine eher traditionelle Vorstellung des N-Kreislaufs besagt, daß Nitrifikation erst dann auftritt, wenn Ammonium im

Boden im Überschuß vorhanden ist (MYROLD 1999). Betrachtet man nur die Netto-Nitrifikationsrate, trifft dies meist auch zu, denn häufig ist keine Netto-Nitrifikation nachzuweisen, wenn die Verfügbarkeit von N limitierend ist (HART & STARK 1997, SJÖBERG & PERSSON 1998). Neuere Untersuchungen belegen jedoch, daß Nitrifikation auch in ungestörten, d. h. N-limitierten Ökosystemen stattfindet (z. B. STARK & HART 1997, PEDERSEN et al. 1999). Der Kreislauf in diesen Systemen ist jedoch so eng gekoppelt, daß produziertes Nitrat sofort von Pflanzen und Mikroorganismen wieder aufgenommen wird und damit in der Bodenlösung kaum nachzuweisen ist.

DURKA (1994) zeigte, daß im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Mittel 26 % des Nitrat-Austrags in Waldquellen direkt aus der NO_3 -Deposition stammen. Zwischen erhöhter N-Deposition und Netto-Nitrifikation konnte somit ein Zusammenhang gefunden werden (MCNULTY et al. 1991). DURKA (1994) postuliert, daß in Ökosystemen mit hoher N-Deposition eine drastische Abnahme der Brutto-Nitrifikation und eine noch stärkere Abnahme des Nitratverbrauchs im Vergleich zu N-unbelasteten Ökosystemen stattgefunden hat. Diese Frage kann nur im Vergleich von Ökosystemen mit hohem und niedrigem N-Eintrag abschließend untersucht werden. Von hohen N-Einträgen sind jedoch alle Regionen Mitteleuropas betroffen, so daß die Untersuchung von nord- und südeuropäischen Waldökosystemen, die geringe N-Einträge erfahren, eine Möglichkeit der Analyse bietet. Um klimatische Effekte von Effekten der N-Deposition zu trennen, müssen die Bodeneigenschaften der Ökosysteme möglichst konstant sein, um eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten.

In der Dynamik von N-Transformationen in Waldökosystemen spielt die Humusauflage eine große Rolle. So findet in der organischen Auflage bis zu 50 % der N-Mineralisation statt (CURRIE 1999). Die Retentionsfähigkeit des Bodens nach N-Düngung ist in der Humusauflage am größten: Über zwei Drittel des zugegebenen N können in der organischen Bodensubstanz verbleiben (ABER et al. 1998). Jedoch konnte nach VESTERDAL & RAULUND-RASMUSSEN (2002) nicht abschließend gezeigt werden, ob N-Düngung positive oder negative Effekte auf die mikrobielle Aktivität und die N-Mineralisation der organischen Auflage hat.

Die Humusauflagen von Laub- und Nadelwäldern unterscheiden sich hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung (THOMAS & PRESCOTT 2000). Innerhalb der organischen Auflage ist der Anteil an unersetzer Streu im Of-Horizont (Vermoderungs-Horizont) größer, der Anteil an organischer Feinsubstanz und hochmolekularen Huminstoffen dagegen kleiner als im darunter liegenden Oh-Horizont (Huminstoff-Horizont).

Gegenstand der vorliegenden Arbeit war es, die N-Umsätze in den Humusauflagen unter Buche und Fichte zu untersuchen. Auf Standorten entlang eines Depositions- und klimatischen Transekts von Nordschweden bis Mittelitalien wurden die Mineralisations- und Nitrifikationsraten untersucht, um Rückschlüsse auf die Frage zu erhalten, unter welchen Bedingungen der bodeninterne N-Kreislauf offen oder geschlossen ist und um zu einer Quantifizierung der gerichteten Flüsse zu kommen. Folgende Fragen standen dabei im Vordergrund:

- (1) Wie hoch sind die Raten der N-Produktion und des N-Verbrauchs in europäischen Wäldern?
- (2) Wie hoch sind Brutto- im Vergleich zu Netto-Umsatzraten?
- (3) Hängen die N-Umsatzraten von der Deposition oder vom Klima oder von Standortgegebenheiten ab?
- (4) Unterscheiden sich die Umsatzraten von Buchen- und Fichtenökosystemen?
- (5) Wie unterscheiden sich die Umsatzraten auf regionaler und kontinentaler Ebene?

2 Theorie zur Bestimmung der Stickstoff-Umsatzraten

Der Begriff *Bruttoumsatzrate* von Ammonium oder Nitrat bezieht sich auf den Fluß dieser Nährstoffe von einem Pool in einen anderen (vgl. Abb. 1-1), jeweils in nur einer Richtung (STARK 2000). Eine Bruttoumsatzrate umfaßt also nur einen von zwei möglichen Prozessen - entweder die *Produktion* oder den *Verbrauch* eines Nährstoffs. Diese beiden Prozesse können mit Hilfe der ^{15}N -Isotopenverdünnungsmethode getrennt bestimmt werden (s. Kap. 2.1.1). Im Gegensatz dazu ist eine *Nettoumsatzrate* die Differenz zwischen den gleichzeitig ablaufenden Flüssen in einen Pool hinein und aus einem Pool heraus, also die Differenz zwischen Produktions- und Verbrauchsprozessen. Nettoumsatzraten werden durch Messung von Konzentrationsunterschieden über einen bestimmten Inkubationszeitraum ermittelt (s. Kap. 2.2).

Leider werden die Begriffe für die Umsatzraten in der Literatur uneinheitlich und z. T. sogar gegensätzlich verwendet. So ist z. B. mit der *Brutto-Mineralisation* nur die Produktion von Ammonium gemeint, d. h. der Begriff ist auf den Prozeß der *Ammonifikation* beschränkt (vgl. Abb. 1-1), während unter *Netto-Mineralisation* dagegen die Änderung der Summe von Ammonium- und Nitratkonzentrationen mit der Zeit (s. Gl. 10) benannt wird. Das bedeutet, bei der Netto-Rate ist der Begriff *Mineralisation* weiter gefaßt und schließt die Nitrifikation ein und wird allgemein als Abbau organischer Substanz verstanden (MYROLD 1999). Dagegen ist die Verwendung des Begriffs *Nitrifikation* eindeutig: die autotrophe und heterotrophe Produktion von Nitrat (vgl. Abb. 1-1) wird als *Brutto-Nitrifikation* bezeichnet, die Summe der gegenläufigen Prozesse der Nitrat-Produktion und des -Verbrauchs wird als *Netto-Nitrifikation* definiert.

Auch der Begriff *Immobilisierung* wird in der Literatur keineswegs einheitlich verwendet. So bezeichnen beispielsweise DAVIDSON et al. (1991) und MYROLD & TIEDJE (1986) damit nur die N-Assimilation, d. h. also die N-Aufnahme durch Pflanzen und Mikroorganismen, während TIETEMA & WESSEL (1992) und BJARNASON (1988) Immobilisierung synonym zum Gesamtverbrauch von Ammonium bzw. Nitrat verwenden. Der Gesamtverbrauch von Ammonium umfaßt die Nitrifikation, pflanzliche und mikrobielle Assimilation (Aufnahme) und abiotische Fixierung (s. Kap. 2.1.2). In der vorliegenden Arbeit wird der Gesamtverbrauch von Ammonium daher als *Brutto-NH₄-Verbrauch*, die Differenz aus Gesamtverbrauch von Ammonium und Brutto-Nitrifikation als *Brutto-NH₄-Immobilisierung* bezeichnet. Die Summe der Nitrat verbrauchenden Prozesse wird *Brutto-NO₃-Verbrauch* genannt (s. Kap. 2.1.3). Zu die-

sen Verbrauchsprozessen gehören die Assimilation durch Pflanzen und Mikroorganismen und die Denitrifikation (vgl. Abb. 1-1). Eine Übersicht über die Definitionen der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Begriffe ist im Anhang (A-1) zu finden.

2.1 Bestimmung der Bruttoumsatzraten

2.1.1 Prinzip der ^{15}N -Isotopenverdünnungsmethode

Die zur Bestimmung von Bruttoumsatzraten am häufigsten verwendete Methode ist die ^{15}N -Isotopenverdünnung, die auch in der vorliegenden Arbeit angewendet wurde. Das Prinzip dieser Methode beruht darauf, den N-Umsatz im Boden als ein Zwei-Kompartimente-Modell mit zwei gleichzeitig auftretenden, gegenläufigen Flüssen zu betrachten (HART & MYROLD 1996). Dieses Modellsystem (Abb. 2-1) besteht aus einem N-Pool, Flüssen in diesen Pool hinein (*N-Produktion*) und aus ihm heraus (*N-Verbrauch*).

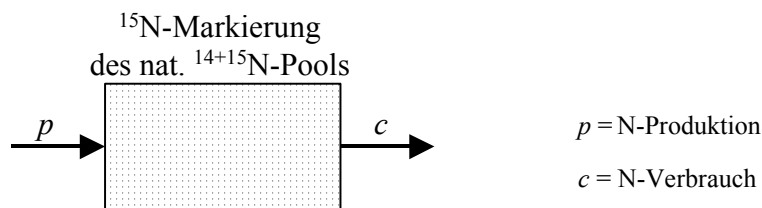


Abb. 2-1: Modell des Zwei-Kompartimente-Systems mit ^{15}N -Markierung des natürlichen $^{14+15}\text{N}$ -Pools. Nach DI et al. (2000).

In den N-Pool, der zu über 99 % aus ^{14}N besteht, wird eine hochangereicherte ^{15}N -Lösung mit dem jeweiligen Produkt des zu untersuchenden Prozesses eingebracht; dies wird nachfolgend als Markierung bezeichnet. *Flüsse in den markierten Pool hinein verändern das Isotopenverhältnis von ^{14}N zu ^{15}N im markierten Pool*, da das Substrat des zu untersuchenden Prozesses fast nur ^{14}N aufweist. Das bedeutet, der ^{15}N -Pool wird durch ^{14}N verdünnt, die Anreicherung an ^{15}N nimmt ab (s. auch Abb. 2-2), die Gesamtmenge an ^{15}N in diesem markierten Pool bleibt jedoch gleich. *Flüsse aus dem markierten Pool heraus verringern nur die $^{14+15}\text{N}$ -Gesamtmenge in diesem Pool, ändern aber nicht sein Isotopenverhältnis von ^{14}N zu ^{15}N* , da beide Isotope gleichmäßig verbraucht werden. Das bedeutet, die ^{15}N -Anreicherung bleibt konstant (s. auch Abb. 2-1).

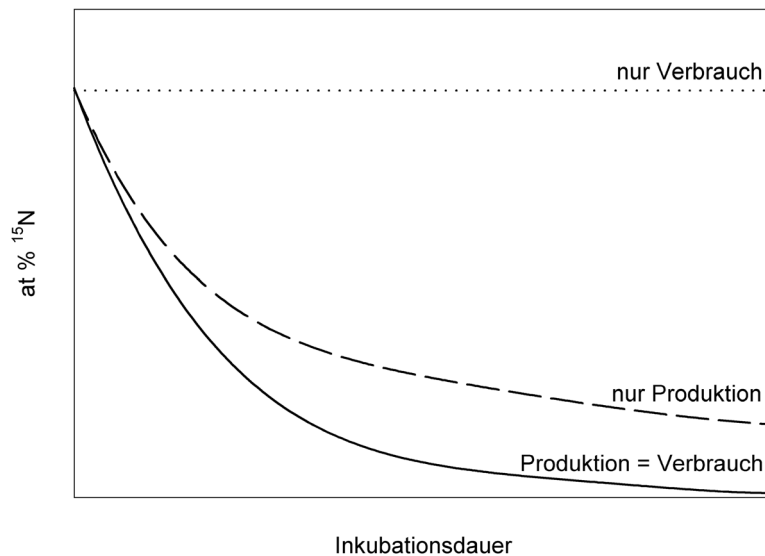


Abb. 2-2: Modell der Änderung der ^{15}N -Anreicherung [at % ^{15}N] im markierten Pool während eines Isotopenverdünnungs-Experiments bei verschiedenen Szenarien der Umsatzraten. Nach STARK (2000).

Die Bestimmung der N-Produktion ist unabhängig von der zugegebenen N-Menge, da hier das Produkt des zu untersuchenden Prozesses appliziert wird. Dies gilt jedoch nicht für den N-Verbrauch, da in diesem Fall das Substrat des Prozesses hinzugefügt wurde. Um den möglichen Düngeeffekt und damit eine Überschätzung des N-Verbrauchs zu minimieren, wird die N-Zugabe möglichst niedrig gehalten.

Das hier präsentierte Isotopenverdünnungs-Modell geht auf KIRKHAM & BARTHOLOMEW (1954) zurück, wonach die Produktion p und der Verbrauch c von Stickstoff wie folgt bestimmt werden können:

In einer Zeit dt wird eine Menge M von $^{14+15}\text{N}$ verbraucht, diese Menge M umfaßt einen Anteil an ^{15}N , dH . Das Verhältnis dH / dM ist gleich dem Verhältnis H / M , wobei ein Minuszeichen eingeführt werden muß, weil H in Abhängigkeit von der Zeit sinkt.

$$(dH / dM) dt = - H / M \quad (1)$$

Während des Zeitintervalls t wird eine Menge dM/dt an Stickstoff verbraucht. Deshalb ist die Menge Stickstoff im Boden zum Zeitpunkt t :

$$dM / dt = -c + p \quad (2)$$

$$(M_1 - M_0) / (t_1 - t_0) = -c + p \quad (3)$$

Damit gilt:

$$\text{Nettoumsatz} = -c + p = p - c = \text{Brutto-Produktion} - \text{Brutto-Verbrauch}$$

Löst man (3) nach t auf (mit $t = t_1 - t_0$), so folgt:

$$M_1 = M_0 - (c - p) t \quad (4)$$

Dividiert man beide Seiten von (1) durch H und setzt anschließend (4) in (1) ein, so folgt:

$$dH / H = - c dt / [M_0 - (c - p) t] \quad (5)$$

c : Menge verbrauchter N pro Zeiteinheit (Brutto-Verbrauchsrate) [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}} \text{d}^{-1}$]

H : ^{15}N -Menge [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

H_0 : ^{15}N -Menge zu Inkubationsbeginn [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

H_I : ^{15}N -Menge am Inkubationsende [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

M : $^{15+14}\text{N}$ -Menge [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

M_0 : $^{15+14}\text{N}$ -Menge zu Inkubationsbeginn [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

M_I : $^{15+14}\text{N}$ -Menge am Inkubationsende [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

p : Menge produzierter N pro Zeiteinheit (Brutto-Produktionsrate) [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}} \text{d}^{-1}$]

t : Inkubationsdauer [d]

Integriert man (5) für das Intervall $t = t_0$ bis t_1 und $H = H_0$ bis H_1 unter erneuter Verwendung von Gleichung (4), so folgt:

$$\ln \frac{H_1}{H_0} = \frac{c}{c-p} \times \ln \frac{M_1}{M_0} \quad (6)$$

Setzt man (4) in (6) ein, so folgt:

$$\ln \frac{H_1}{H_0} = \frac{c}{\left(\frac{M_0 - M_1}{t} \right)} \times \ln \frac{M_1}{M_0} \quad (7)$$

Löst man (7) nach c auf und setzt die resultierende Gleichung in (6) ein, so erhält man die benötigten Ausdrücke für die Berechnung von p und c :

$$p = \frac{M_0 - M_1}{t} \times \frac{\ln \left(\frac{H_0 M_1}{H_1 M_0} \right)}{\ln \frac{M_0}{M_1}} \quad (8)$$

$$c = \frac{M_0 - M_1}{t} \times \frac{\ln \frac{H_0}{H_1}}{\ln \frac{M_0}{M_1}} \quad (9)$$

Für die Anwendung dieses Modells nach KIRKHAM & BARTHOLOMEW (1954) gelten folgende Annahmen:

- 1) ^{14}N und ^{15}N verhalten sich gleich, d. h. es tritt keine Isotopenfraktionierung auf;
- 2) die Umsatzraten sind während der Inkubation konstant und
- 3) zugegebener ^{15}N wird nicht ein zweites Mal in den markierten Pool zurückgeführt (kein "Recycling").

Zusätzlich muß gelten:

- 4) die abiotische Bindung von ^{15}N ist zum Zeitpunkt t_0 abgeschlossen und verändert sich während der Inkubationsdauer nicht.

Die erste Annahme ist nur dann erfüllt, wenn nicht gegen das schwerere Isotop diskriminiert wird. Dies ist am wahrscheinlichsten, wenn die verwendete ^{15}N -Lösung eine hohe Anreicherung, d. h. über 95 % ^{15}N , aufweist, so daß die ^{15}N -Menge gegenüber der ^{14}N -Menge im Boden genügend groß ist. Der Fehler durch möglicherweise auftretende Diskriminierung ist klein relativ zur Änderung in der Anreicherung während der Inkubation (HART et al. 1994b).

Die zweite Annahme besagt, daß die Umsatzraten einer Kinetik nullter Ordnung folgen. Sind die Raten eine Funktion der Substratkonzentration, also eine Reaktion erster Ordnung, wird dieser Annahme nicht Genüge getan. BJARNASON (1988) konnte jedoch mit einem Simulationsmodell zeigen, daß durch die Annahme konstanter Raten über kurze Inkubationsperioden, d. h. über wenige Tage, nur ein geringfügiger Fehler entsteht.

Ist die dritte Annahme, kein Recycling von ^{15}N , nicht erfüllt, werden die berechneten Umsatzraten unterschätzt, weil zugegebenes ^{15}N ein zweites Mal dem markierten Pool zugeführt wird und so die Anreicherung dieses Pools erhöht. Remineralisation von zugegebenem $^{15}\text{NH}_4$ spielt nach WESSEL & TIETEMA (1992) bereits nach einer Inkubation von wenigen Tagen eine Rolle. Dagegen ist ein Recycling von $^{15}\text{NO}_3$ nicht zu erwarten, wie die Autoren durch den Vergleich von Umsatzraten von Nitrat, die mit analytischen Gleichungen und einem numerischen Modell berechnet wurden, zeigen konnten. Auch DAVIDSON et al. (1991) weisen darauf hin, daß während einer eintägigen Inkubation weniger als 1.6 % des zugegebenen $^{15}\text{NO}_3$ in der NH_4 -Fraktion gefunden wurde, Recycling von Nitrat während einer Inkubation von einem Tag also nicht signifikant war. Nach BJARNASON (1988) verursacht das Auftreten von Remineralisation bei einer Inkubation von einer Woche einen Fehler, der etwa in der gleichen Größenordnung liegt wie der Fehler, der durch die falsche Annahme konstanter Raten entsteht. Um Fehler durch möglicherweise auftretendes Recycling zu minimieren, wird meist eine Inkubationsdauer von 24 Stunden gewählt (z. B. diese Arbeit; DAVIDSON et al. 1992, HART et al. 1994a).

Die vierte, zusätzliche Annahme beschreibt ein Problem, das bislang in Isotopenverdünnungsexperimenten wenig Beachtung fand: die abiotische Bindung von N an die organische Bodensubstanz (SOM). Mechanismen und Stabilität dieser Bindungen, die eine Wiederfindungsrate von $< 100\%$ zur Zeit t_0 hervorruft, sind noch nicht hinreichend geklärt. Bislang wurde eine abiotische Reaktion mit der organischen Substanz auf Ammonium beschränkt. Neuere Untersuchungen (BERNTSON & ABER 2000, DAIL et al. 2001) zeigen jedoch, daß auch Nitrat abiotisch mit der organischen Substanz reagieren kann. Diese Reaktionen werden häufig als Adsorption, Fixierung, Speicherung oder Immobilisierung von Ammonium oder Nitrat bezeichnet. Der Begriff Adsorption beschränkt sich auf die austauschbare Bindung von Am-

monium an negative Ladungen von Carboxyl- und phenolischen OH-Gruppen der organischen Substanz (NÖMMIK & VAHTRAS 1982). Die Fixierung von Ammonium und Ammoniak durch eine chemische Kondensationsreaktion mit der organischen Substanz, die zu einer selbst unter Säureeinfluß stabilen Bindung führt, ist nur in Böden mit einem $\text{pH} > 7$ von Bedeutung (NÖMMIK 1970) und ist nicht zu verwechseln mit der NH_4 -Fixierung in Tonmineralen. Die Begriffe Speicherung und Immobilisierung werden synonym verwendet, sowohl für Ammonium als auch für Nitrat. Mechanismen und Reversibilität dieser Bindungen bleiben jedoch meist ungeklärt (z. B. SCHIMEL & FIRESTONE 1989, JOHNSON et al. 2000, BERNTSON & ABER 2000), so daß eine Zuordnung zu austauschbarer oder nicht-austauschbarer Bindung nicht möglich ist.

Die Bedeutung der abiotischen Bindungen als mögliche N-Speicherung ist höchst unterschiedlich. JOHNSON et al. (2000) untersuchten eine Reihe verschiedener steriler organischer Horizonte aus Laub- und Nadelwäldern unterschiedlichen N-Status und fanden einen Beitrag der abiotischen Immobilisierung an der Gesamt-Immobilisierung von $^{15}\text{NH}_4$ zwischen 9 und 90 % in den organischen Horizonten. Weniger als 6 % des zugegebenen $^{15}\text{NO}_3$ fanden sich in der Festphase organischen Substanz des O-Horizontes eines Laubwaldbestandes nach einer Inkubation von 24 Stunden (DAIL et al. 2001). Charakteristisch für alle diese abiotischen Reaktionen ist, daß sie sehr schnell ablaufen. So berichten DAIL et al. (2001) bei Extraktion mit K_2SO_4 von einem Verschwinden von 30 - 60 % des applizierten $^{15}\text{NO}_3$ innerhalb von 15 Minuten, das nicht in der Festphase der organischen auftauchte. Dies stimmt sehr gut mit einer Untersuchung von BERNTSON & ABER (2000) überein, die eine Immobilisierung von etwa 50 % des zugegebenen $^{15}\text{NO}_3$ innerhalb der ersten 15 Minuten sowohl in einem Laub- als auch im Nadelwald fanden. Bei DAVIDSON et al. (1991) waren in einem sterilisierten organischen Horizont nach 15 Minuten 18 % des zugegebenen $^{15}\text{NO}_3$ und 11 % des $^{15}\text{NH}_4$ in eine nicht-extrahierbare Form überführt worden. Wegen dieser möglichen schnellen abiotischen Reaktionen wird die Berechnung der Bruttoumsatzraten (Gl. 8 und 9) in den neueren Untersuchungen - so auch in der vorliegenden Arbeit - mit den ^{15}N -Mengen zum Zeitpunkt t_0 , also zu Inkubationsbeginn, korrigiert.

Von entscheidender Bedeutung für die Interpretation der Bruttoumsatzraten von Ammonium und Nitrat ist die Frage, ob dieser abiotisch gebundene ^{15}N während der Inkubation wieder freigesetzt werden kann. Wäre dies der Fall, würde die Isotopenverdünnung unterschätzt werden, was eine Unterschätzung der berechneten Bruttoumsatzraten zur Folge hätte. Einen Hin-

weis auf die mögliche Freisetzung liefert der Versuch von DAVIDSON et al. (1991) mit sterilisierten Proben aus dem organischen Horizont eines Koniferenwaldes: Es gab keinen signifikanten Unterschied in der Wiederfindung des zugegebenen $^{15}\text{NO}_3$ und $^{15}\text{NH}_4$ nach 15 Minuten und nach 24 Stunden. Das bedeutet, während der Inkubation bleibt die abiotische Bindung von ^{15}N bestehen. Weitere Versuchsbedingungen zur Bestimmung der Bruttoumsatzraten werden nachfolgend (s. Kap. 2.1.2 und 2.1.3) näher erläutert.

2.1.2 Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Ammonium

Die Bestimmung der Brutto-Mineralisations- und der Brutto- NH_4 -Verbrauchsrate erfolgt durch Zugabe einer $^{15}\text{NH}_4$ -Lösung zum natürlichen NH_4 -Pool. Die daraus resultierende ^{15}N -Anreicherung dieses Pools wird mit der Zeit verdünnt, da organischer ^{14}N zu $^{14}\text{NH}_4$ ammonifiziert wird. Dieser Prozeß repräsentiert eine *N-Produktion*, also einen Fluß in den markierten Pool hinein (vgl. Kap. 2.1.1). Gleichzeitig findet ein *N-Verbrauch* statt, indem dem markierten Pool $^{14+15}\text{NH}_4$ entzogen wird, sich folglich die Gesamtmenge an $^{14+15}\text{NH}_4$ in diesem Pool ändert.

Um diese Raten, d. h. die Änderung der Menge und des Isotopenverhältnisses von Ammonium mit der Zeit zu bestimmen, wird die markierte Probe inkubiert. Es wird die Menge und das Isotopenverhältnis des Ammonium-Pools der Probe zu Beginn der Inkubation (Zeitpunkt t_0) und am Ende der Inkubation (Zeitpunkt t_1) bestimmt. Diese wiederholte Bestimmung kann jedoch nicht in derselben Probe geschehen (s. Kap. 3.1). Daher werden jeweils zwei identische Proben markiert, eine davon wird zum Zeitpunkt t_0 analysiert, die andere wird bis zum Zeitpunkt t_1 inkubiert. Zur Berechnung der Brutto-Mineralisation und des Brutto- NH_4 -Verbrauchs werden Gleichung (8) und (9) angewendet. Dazu wird bei den Parametern M und H jeweils der entsprechende $^{14+15}\text{NH}_4$ - bzw. $^{15}\text{NH}_4$ -Pool eingesetzt.

Es gibt verschiedene Prozesse, die Ammonium verbrauchen können, ihre Bedeutung hängt von den jeweiligen Versuchsbedingungen ab. Wie in Abb. 2-3 dargestellt, umfaßt der Ammonium-Verbrauch Aufnahme durch Pflanzen, Ammoniak-Ausgasung, Assimilation durch Mikroorganismen, Nitrifikation, abiotische Bindung an die organische Bodensubstanz (*Soil Organic Matter*, SOM) und Auswaschung.

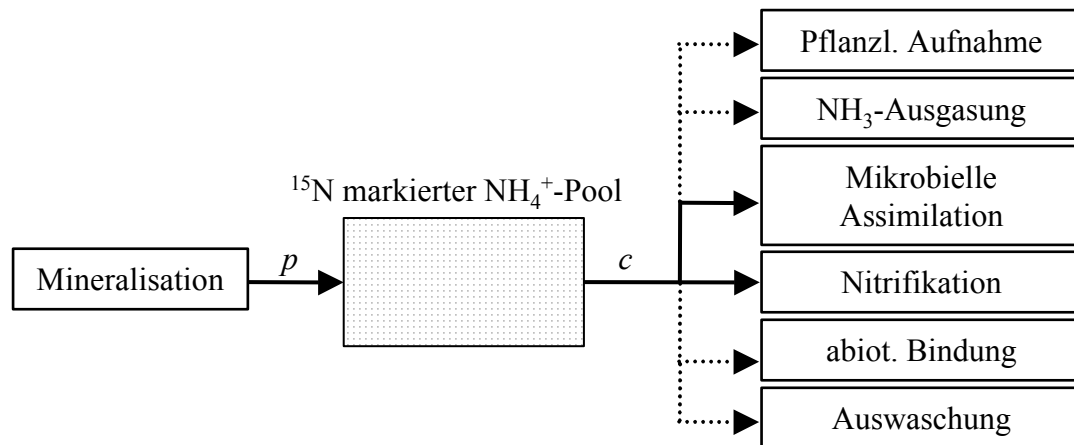


Abb. 2-3: Modell des Zwei-Kompartimente-Systems mit markiertem Ammonium-Pool. p : N-Produktion, c : N-Verbrauch. — Flüsse, die in der vorliegenden Arbeit auftreten können, Flüsse, die zusätzlich unter anderen Versuchsbedingungen (s. Text) auftreten können (nach DI et al. 2000).

In der vorliegenden Arbeit wurden saure Böden untersucht. Da Ammoniak-Ausgasung jedoch nur in basischen Böden auftritt, kann dieser Prozess hier ausgeschlossen werden. In dieser Untersuchung wurde im Freiland gesiebter Boden in PE-Flaschen inkubiert, deren Öffnung nur abgedeckt, aber nicht verschlossen wurde. Die abiotische Bindung wird zum Zeitpunkt der Extraktion (t_0) als abgeschlossen und während der Inkubation als konstant betrachtet. Das bedeutet, in der vorliegenden Arbeit kommen als NH_4 -verbrauchende Prozesse nur mikrobielle Assimilation und Nitrifikation in Frage. Werden dagegen für die Inkubation im Freiland ungestörte Bodenproben in Stechzylindern, die Pflanzen enthalten und nach unten geöffnet sind, verwendet, können zusätzlich zu den bereits beschriebenen Prozessen die NH_4 -Aufnahme durch Pflanzen und Auswaschung eine Rolle spielen.

2.1.3 Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Nitrat

Die Bestimmung der Brutto-Nitrifikations- und der Brutto- NO_3 -Verbrauchsraten erfolgt analog zur Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Ammonium. In den natürlichen NO_3 -Pool wird eine $^{15}\text{NO}_3$ -Lösung eingebracht. Die Anreicherung des nun markierten Pools wird verdünnt, indem $^{14}\text{NO}_3$ produziert wird, entweder aus ^{14}N der organischen Bodensubstanz oder aus $^{14}\text{NH}_4$ durch heterotrophe oder autotrophe Nitrifikation. Zugleich wird dem markierten Pool durch verschiedene Verbrauchsprozesse $^{14+15}\text{NO}_3$ entnommen, was eine Änderung der Gesamtmenge an $^{14+15}\text{NO}_3$ zur Folge hat.

Es werden wiederum jeweils zwei identische Proben markiert und die Menge und das Isotopenverhältnis des Nitrat-Pools zum Zeitpunkt t_0 und t_1 bestimmt. Die Anwendung der Gleichungen (6) und (7) ermöglicht die Berechnung der Brutto-Nitrifikation und des Brutto- NO_3 -Verbrauchs. Die entsprechenden $^{14+15}\text{NO}_3$ - bzw. $^{15}\text{NO}_3$ -Pools zu beiden Zeitpunkten liefern die Parameter M und H .

Wie bereits erwähnt, gibt es mehrere Prozesse, die Nitrat verbrauchen können und je nach Versuchsbedingung von Bedeutung sind. Mögliche Verbrauchsprozesse sind Aufnahme durch Pflanzen, Assimilation durch Mikroorganismen, abiotische Bindung an die organische Bodensubstanz, Denitrifikation und Auswaschung (s. Abb. 2-4). In der vorliegenden Arbeit wurden die Proben gesiebt und in PE-Flaschen inkubiert. Daher können für diese Arbeit pflanzliche Aufnahme und Auswaschung als verbrauchende Prozesse ausgeschlossen werden. Werden jedoch z. B. ungestörte Bodenproben in nach unten geöffneten Stechzylindern, die Pflanzen enthalten, im Freiland inkubiert, fallen diese Prozesse ebenfalls ins Gewicht. Denitrifikation wurde hier nicht bearbeitet, da die Proben gut durchlüftet waren und daher die Denitrifikationsrate nach bisherigen Erfahrungen gering ist. Nach MAAG & VINTHER (1996) macht sie weniger als 1 % des Nitratverbrauchs aus und spielt somit quantitativ keine Rolle. Daher kann für diese Arbeit davon ausgegangen werden, daß der Brutto- NO_3 -Verbrauch lediglich den Prozess der mikrobiellen Assimilation umfaßt.

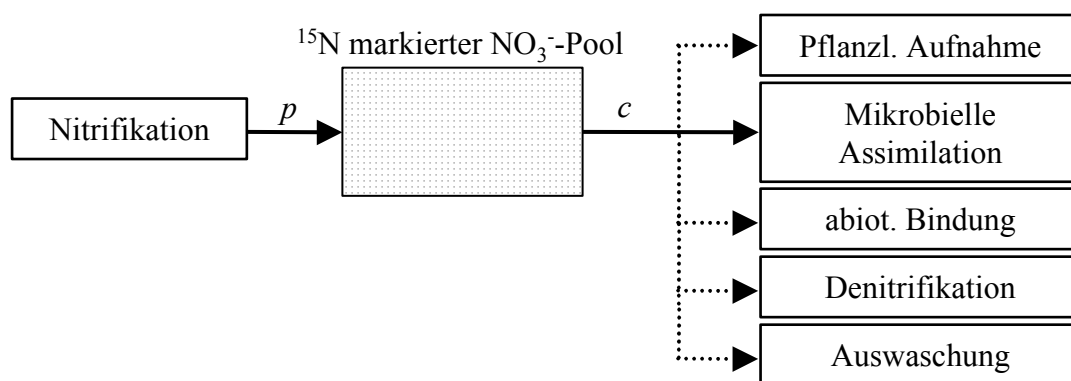


Abb. 2-4: Modell des Zwei-Kompartimente-Systems mit markiertem Nitrat-Pool. p : N-Produktion, c : N-Verbrauch. — Flüsse, die in der vorliegenden Arbeit auftreten können, Flüsse, die zusätzlich unter anderen Versuchsbedingungen (s. Text) auftreten können (nach DI et al. 2000).

2.2 Bestimmung der Nettoumsatzraten

Netto-Mineralisationsraten und Netto-Nitrifikationsraten werden als Änderung der Ammonium- und Nitrat-Konzentrationen in Abhängigkeit von der Zeit bestimmt. Dazu werden die Konzentrationsunterschiede von Ammonium und Nitrat zu Beginn und am Ende einer Inkubation gemessen. Für diese Inkubation muß ein genügend langer Zeitraum gewählt werden, damit die Unterschiede in den N-Konzentrationen analytisch nachweisbar sind. Meist wird eine Inkubationsdauer von 4-6 Wochen gewählt. Für die Inkubation gibt es verschiedene Methoden, eine einfache und weit verbreitete Methode zur Bestimmung von Nettoumsatzraten im Freiland ist die Beutel-Inkubation (HART et al. 1994b). Dazu wird die Probe in luftdurchlässigen Polyethylenbeuteln, die wasserdicht verschlossen werden, im Boden am Standort inkubiert. Das bedeutet, der Wassergehalt im Beutel bleibt auf dem Niveau zu Beginn der Inkubation. Diese Beutel-Inkubation stellt sozusagen ein in sich geschlossenes System dar, da weder ein N-Verlust durch pflanzliche Aufnahme oder Auswaschung noch ein N-Eintrag mit dem Niederschlag möglich ist.

Die Netto-Mineralisationsrate läßt sich nach folgender Formel aus den Konzentrationsunterschieden von Ammonium und Nitrat berechnen:

$$nm = [(N_A + N_N)t_1 - (N_A + N_N)t_0] / t \quad (10)$$

Aus derselben Probe läßt sich auch die Netto-Nitrifikationsrate (Gl. 11) und Netto-Ammonifikationsrate (Gl. 12) berechnen:

$$nn = [N_N t_1 - N_N t_0] / t \quad (11)$$

$$na = [N_A t_1 - N_A t_0] / t \quad (12)$$

nm: Netto-Mineralisationsrate [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}} \text{d}^{-1}$]

nn: Netto-Nitrifikationsrate [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}} \text{d}^{-1}$]

na: Netto-Ammonifikationsrate [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}} \text{d}^{-1}$]

N_A : Ammonium-Konzentration [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

N_N : Nitrat-Konzentration [$\mu\text{mol g}^{-1}_{\text{dw}}$]

t_0 : Inkubationsbeginn

t_1 : Inkubationsende

t: Inkubationsdauer [d]

Da es sich hier um die Messung einer Netto-Akkumulation von Stickstoff handelt, kann nicht zwischen Produktion und Verbrauch der verschiedenen Stickstoff-Spezies unterschieden werden. Dies ist nur durch Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Stickstoff möglich.

3 Methodik

3.1 Probenahme und Aufarbeitung zur Bestimmung der Bruttoumsatzraten

In der vorliegenden Arbeit wurde die Bestimmung von Umsatzraten an gestörten Bodenproben gewählt. Die Standorte des Transektes und Fichtelgebirges wurden im Sommer (Juli/August) und Herbst (September/Oktober) 1998 beprobt. Dazu wurden zufällig über den jeweiligen Bestand verteilt fünf Plots markiert, auf denen die Probenahme der Humusaufgabe, getrennt nach Of und Oh, für die Bestimmung der Brutto- und Nettoumsatzraten stattfand. Dort wurden auch die Plastikbeutel für die Inkubation der Nettoumsatzraten-Bestimmung vergraben. Die unzersetzte Streu wurde entfernt und die Humushorizonte Of und Oh beprobt. Anschließend wurden die getrennten Horizonte feldfrisch grob gesiebt (6 mm). Dieses Material wurde zur Bestimmung der Brutto- und Nettoumsätze und des Wassergehalts verwendet.

Für die Ermittlung der Bruttoumsatzraten wurden jeweils 75 g des frischen, gesiebten Materials in vier PE-Flaschen eingewogen, zwei davon wurden mit 6 ml einer $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ -Lösung (Anreicherung 98 %), die in diesem Volumen 4 $\mu\text{mol N}$ enthielt, markiert und gut durchmischt. Diese Behandlung (Ammoniumbehandlung) diente zur Bestimmung der Brutto-Mineralisations- und Brutto- NH_4 -Verbrauchsraten. Die Proben in den beiden anderen PE-Flaschen wurden mit 6 ml einer K^{15}NO_3 -Lösung (Anreicherung 98 %), die ebenfalls 4 $\mu\text{mol N}$ enthielt, markiert und genauso behandelt, um die Brutto-Nitrifikations- und Brutto- NO_3 -Verbrauchsraten zu ermitteln (Nitratbehandlung). Eine der beiden Proben einer Behandlung wurde sofort nach der Markierung extrahiert (s.u.), diese wird als t_0 -Probe bezeichnet (vgl. Kap. 2.1). Die zweite Probe, die auch t_1 -Probe genannt wird, wurde 24 h in der PE-Flasche am Standort bei Umgebungstemperatur inkubiert. Dazu wurde der zugehörige Schraubdeckel auf die Flasche gelegt, jedoch nicht fest verschlossen, so daß ein Gasaustausch stattfinden konnte, die Probe jedoch vor Niederschlag geschützt war. Nach Ablauf der Inkubationszeit wurde diese Probe ebenfalls extrahiert, d. h. die Probe wurde mit 200 ml einer 1 M KCl-Lösung versetzt, 30 min geschüttelt und anschließend mit Faltenfiltern filtriert.

In dem filtrierten Bodenextrakt wurden Konzentrationen (s. Kap. 3.4) und Isotopenverhältnisse (s. Kap. 3.5) von Ammonium und Nitrat bestimmt. Der Überstand wurde bei 70 °C mehrere Tage bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, mit einer Schwingmühle staubfein homogeni-

siert und zur Bestimmung des $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Isotopenverhältnisses eingewogen. Pro Behandlung und Horizont wurde jeweils eine Kontrollprobe zur Ermittlung des natürlichen $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Isotopenverhältnisses angefertigt. Dazu wurde aus dem gesiebten Material der fünf Plots eine Mischprobe hergestellt und davon jeweils 75 g in eine PE-Flasche eingewogen. Für die Ammoniumbehandlung wurde die Kontrollprobe mit 6 ml einer NH_4Cl -Lösung natürlichen Isotopenverhältnisses, die 4 $\mu\text{mol N}$ enthielt, versetzt, durchmischt und sofort wie beschrieben extrahiert. Für die Nitratbehandlung wurde eine KNO_3 -Lösung mit natürlichem Isotopenverhältnis, die ebenfalls 4 $\mu\text{mol N}$ enthielt, verwendet und genauso verfahren. In dem Extrakt und Überstand der Kontrollproben wurden die gleichen Analysen durchgeführt wie für die markierten Proben beschrieben.

Stickstoff-Umsatzraten, die in ungestörten Bodenproben bestimmt wurden, spiegeln eher die natürlichen Verhältnisse am Standort wieder als die an gestörten Bodenproben ermittelten Raten. Allerdings sind ungestörte Bodenproben gerade für die Untersuchung von Umsatzraten aufgrund der großen räumlichen Heterogenität von Waldböden problematisch. Da N-Konzentrationen und Isotopenverhältnisse nicht in der selben Probe bestimmt werden, sondern aus zwei verschiedenen Proben zu Beginn und am Ende einer Inkubation (t_0 - und t_1 -Probe, s.o.), ist es nötig, daß sich die Proben-Paare besonders in Masse und N-Konzentration möglichst wenig unterscheiden, um zu gewährleisten, daß tatsächlich eine Umsatzrate berechnet werden kann. Diese Umsatzrate wird aus dem Unterschied des Isotopenverhältnisses und der N-Menge zwischen Beginn und Ende der Inkubation (vgl. Kap. 2.1) berechnet. Gerade in den Humusauflagen von Waldböden ist die räumliche Heterogenität z. B. der Durchwurzelung so groß, daß sich direkt aneinander grenzende Proben trotz gleichen Volumens schon in der Probenmasse unterscheiden können, so daß es aufgrund dieser Anfangsbedingungen zur Berechnung negativer Umsatzraten kommen kann (PLOETZ 1996).

3.2 Probenahme und Aufarbeitung zur Bestimmung der Nettoumsatzraten

Für die Bestimmung der Nettoumsatzraten wurde eine Teilprobe des Materials verwendet, das auch zur Bestimmung der Bruttoumsatzraten (vgl. Kap. 3.1) diente. Die Bestimmung begann im Sommer 1998. Die Inkubationsproben (s.u.) wurden im Sommer 1998 auf den markierten Plots der Bestände vergraben. Bei der Probenahme im Herbst 1998 wurden die inkubierten Beutel entnommen und der Boden extrahiert (s.u.).

Vom frischen, gesiebten Boden wurden 40 g mit 100 ml einer 1 M KCl-Lösung gemischt, 30 min geschüttelt und durch einen Faltenfilter filtriert. In diesem Bodenextrakt wurden die Ammonium- und Nitratkonzentrationen als Anfangswert der Inkubation bestimmt. Ein weiterer Teil des Bodens, etwa 50-60 g, wurde in luftdurchlässige Polyethylenbeutel gefüllt, wasserdicht verschlossen und am Standort in der jeweiligen Horizonttiefe vergraben. Dort wurde der Boden für 4-5 Wochen inkubiert. Anschließend wurde der Boden in gleicher Weise wie oben extrahiert und ebenfalls Ammonium- und Nitratkonzentrationen als Endwert der Inkubation bestimmt. Aus der Differenz der Konzentrationen zwischen beiden Zeitpunkten und der Inkubationsdauer läßt sich die Nettomineralisation bzw. –nitrifikation pro Tag ermitteln (vgl. Kap. 2.2).

3.3 Bestimmung des Wassergehaltes

Der gravimetrische Wassergehalt wurde an einem Teil des gesiebten Materials bestimmt, indem der frische Boden gewogen, bei 70 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und rückgewogen wurde. Das Verhältnis von Frisch- zu Trockengewicht ergibt den Wassergehalt und erlaubt den Bezug der Konzentrationen und Umsatzraten auf die Trockensubstanz.

3.4 Konzentrationsbestimmungen von Ammonium und Nitrat

Die Konzentrationen von Ammonium und Nitrat wurden an einer Teilprobe der Bodenextrakte von etwa 20 ml mit Hilfe des Continuous Flow Analyzer (CFA, Skalar, De Breda, Niederlande) bestimmt. Die Nitratkonzentrationen lagen bei einem Teil der Proben unter der Nachweisgrenze des Geräts für Nitrat von 0.2 mg N l^{-1} . Daher wurden zu diesen Proben ein Nitratstandard bekannter Konzentration hinzugefügt und an einem Ionenchromatograph (Dionex DX 500, Dionex GmbH, Idstein, Deutschland) gemessen und rückgerechnet.

3.5 Aufarbeitung der Bodenextrakte und Isotopenanalytik

3.5.1 Aufarbeitung der Bodenextrakte

In den Bodenextrakten liegen Ammonium und Nitrat zusammen vor. Für die Berechnung der Brutto-Mineralisation und –Nitrifikation ist es notwendig, das Isotopenverhältnis der einzelnen Komponenten zu kennen. Die Trennung von Ammonium und Nitrat ist auf zwei ver-

schiedenen Wegen möglich, nämlich durch Wasserdampf-Destillation und durch Diffusion. Beide Methoden arbeiten nach ähnlichem Prinzip: Durch eine pH-Wert-Verschiebung durch die Zugabe der Base Magnesiumoxid (MgO) wird Ammonium als Ammoniak ausgetrieben und in einer Säurefalle als Ammoniumsalz aufgefangen. Nitrat wird - meist als zweiter Teilschritt - durch das starke Reduktionsmittel Devarda's Reagenz zu Ammonium reduziert und wiederum als Ammoniak ausgetrieben und in einer Säurefalle aufgefangen.

Der Unterschied beider Methoden besteht in der Temperatur und der Art der Säurefalle. Bei der Wasserdampf-Destillation werden hohe Temperaturen erzeugt, da Wasserdampf, der durch die Probe geleitet wird, den Ammoniak zu einer Kühlspirale transportiert, die in eine Säurevorlage mündet. Für die Säurevorlage werden nach MAY (1995) 5 ml 0,05 N Schwefelsäure verwendet; damit wird der mit dem Wasser überdestillierte Ammoniak als Ammoniumsulfat gebunden. Das Destillat, das ein Volumen von 80-100 ml umfaßt, muß für die Messung am Massenspektrometer bis zur Trockne eingeeengt und anschließend in Zinnkapseln überführt werden. Die hier verwendete Methode nach (MAY 1995) nutzt dazu die Gefriertrocknung. Andere Möglichkeiten zur Trocknung des Destillats sind Heizplatten oder Trockenschränke (MULVANEY et al. 1994).

Die Diffusion läuft meist bei Raumtemperatur in einem geschlossenen Gefäß ab. Für die vorliegende Arbeit wurde eine modifizierte Diffusion nach STARK & HART (1996) angewendet. Dazu wurde eine Säurefalle aus 5 cm breitem Teflonband (Polytetrafluoroethylen, PTFE) angefertigt, in das zwei angesäuerte Glasfaserfilter eingebettet sind. Teflonband besitzt die Eigenschaft, gasdurchlässig, aber flüssigkeitsundurchlässig zu sein. Die Glasfaserfilter (GF6, Schleicher & Schuell GmbH, Dassel, Deutschland) wurden mit einem Locher ausgestanzt, mit 1 M Salzsäure und anschließend mehrmals mit destilliertem Wasser gewaschen und bei 500 °C über Nacht ausgeglüht. Nach dem Erkalten wurden jeweils zwei Filter nebeneinander auf einer Hälfte eines ca. 12 cm langen Teflonbandstreifen plaziert, und mit je 10 µl einer 2.5 M KHSO₄-Lösung getränkt. Darüber wurde die zweite Hälfte des Teflonbandes gelegt und mit einem Glasröhrchen wurden die beiden Teflonbandhälften um die Filter fest zusammengedrückt, so daß die Filter nicht verrutschen konnten.

In ein Schraubdeckelglas von 125 ml Volumen und einer Öffnung von 40 mm Durchmesser wurden 50 ml des Bodenextrakts gefüllt und etwa 0,2 g MgO zugegeben. Auf die Öffnung des Glases wurde sofort die vorbereitete Säurefalle gelegt und das Glas fest verschlossen. Die Diffusion, in der Ammonium als Ammoniak ausgetrieben und in der Säurefalle wieder als

Ammonium gebunden wurde, dauerte sechs Tage. Dabei wurde das Gefäß mehrmals täglich kräftig geschüttelt. Mit dem Öffnen des Gefäßes wurde die Diffusion beendet. Die Säurefalle wurde entnommen, vorsichtig geöffnet und in einem Exsikkator, der konzentrierte Schwefelsäure enthielt, mehrere Tage getrocknet. Anschließend konnten die Filter in Zinnkapseln überführt und am Massenspektrometer das Isotopenverhältnis bestimmt werden.

Für die Diffusion des Nitrats aus dem Extrakt gibt es zwei Möglichkeiten: die sequentielle Diffusion (SORENSEN & JENSEN 1991) oder die "Differenz-Diffusion" (SAGHIR et al. 1993). Bei der sequentiellen Diffusion wird nach der Entnahme der Säurefalle der Ammonium-Diffusion dem immer noch alkalischen Extrakt Devarda's Reagenz (etwa 0,4 g) zugegeben, eine zweite Säurefalle zwischen die Glasöffnung und den Glasdeckel gelegt, das Gefäß verschlossen und wiederum sechs Tage lang mehrfach geschüttelt. Die weitere Aufarbeitung erfolgt analog wie oben beschrieben.

Bei der sogenannten Differenz-Diffusion wird das Isotopenverhältnis des Nitrat indirekt bestimmt. Grundlage dafür sind zwei Diffusions-Ansätze. In einem Gefäß wird eine Ammonium-Diffusion wie oben beschrieben angesetzt, in einem zweiten Gefäß, das die gleiche Probe enthält, wird MgO und Devardas Reagenz zusammen zugegeben und entsprechend weiterbehandelt. Damit ist in diesen Glasfaserfiltern sowohl Ammonium als auch das Nitrat dieser Probe enthalten, d. h. die Summe dieser beiden Stickstoff-Spezies wird massenspektrometrisch analysiert. Das Isotopenverhältnis des Nitrat kann dann nach folgender Massenbilanz-Gleichung berechnet werden (SAGHIR et al. 1993):

$$A_{\text{NO}_3} = (N_{\text{TN}}A_{\text{TN}} - N_{\text{NH}_4}A_{\text{NH}_4}) / N_{\text{NO}_3}$$

A: at % ^{15}N

N: N-Menge [μg]

TN: Gesamt-N ($\text{NH}_4 + \text{NO}_3$)

Bei der sequentiellen Diffusion ist es wichtig, daß das Ammonium vollständig aus der Probe entfernt wurde, bevor das Nitrat zu Ammonium reduziert wird. Ist noch Ammonium in der Probe vorhanden, wirkt sich das auf das Isotopenverhältnis des Nitrat aus, besonders, wenn sich beide N-Fractionen in ihrem Isotopenverhältnis stark unterscheiden. Bei der Differenz-Diffusion ist eine vollständige Entfernung des Ammoniums nicht notwendig. Dies ist der Vorteil dieses rechnerischen Weges.

In der vorliegenden Arbeit wurden Ammonium und Nitrat mittels Diffusion für die Analyse des Isotopenverhältnisses getrennt. Aufgrund der beschriebenen Vorteile der Differenz-Diffusion wurde diese Methode für die Bestimmung des Isotopenverhältnisses von Nitrat gewählt. Es wurden mehrere Versuche unternommen, die Wasserdampf-Destillation zur Aufarbeitung der Bodenextrakte anzuwenden, diese führten jedoch zu keinem befriedigenden Ergebnis. Insbesondere die Destillation des Nitrats verblieb unbefriedigend (Tab. 3-1), mit der Diffusion wurden dagegen bessere Ergebnisse erzielt.

Tabelle 3-1: Vergleich der Wasserdampf-Destillation und Diffusion zur Analyse des Isotopenverhältnisses des Nitrat. Der Fehler ist als Abweichung vom Erwartungswert dargestellt (Mittelwert \pm s.d., $n = 3$).

	Destillation		Diffusion	
	$\delta^{15}\text{N}$ [‰]	Fehler [%]	$\delta^{15}\text{N}$ [‰]	Fehler [%]
NO ₃ , niedrige Konz.	189,79 \pm 26,96	5,21	884,37 \pm 5,85	0,36
NO ₃ , hohe Konz.	172,56 \pm 0,28	-4,34	885,37 \pm 8,38	-3,28

Weitere Nachteile der Destillation sind die Gefahr der Kontamination nachfolgender Proben durch die Glasteile der Destillationsapparatur und der geringe Probendurchsatz, da eine Probe nach der anderen destilliert werden muß. Beide Nachteile bestehen mit der Diffusion nicht, da alle Gefäßteile nach Beendigung einer Diffusion gereinigt und viele Proben gleichzeitig aufgearbeitet werden können.

3.5.2 Isotopenanalytik

Die Messung des Isotopenverhältnisses erfolgte für alle Proben an einer EA-IRMS (Elemental Analyser-Isotope Ratio Mass Spectrometer) – Kopplung (NA 1110 CN Elementaranalysator, CE Instruments, Rodano, Italien, und DeltaPlusXL Massenspektrometer, Finnigan MAT, Bremen, Deutschland). Die Proben im natürlichen Bereich der Isotopenverhältnisse wurden mit einer Präzision von 0.100 ‰ gegen Acetanilid als Standard gemessen (WERNER & BRAND 2001). Für die angereicherten Proben wurden aus 99 % angereichertem Ammoniumchlorid Standards verschiedener Isotopenverhältnisse hergestellt, die gegen Acetanilid geeicht wurden. Um Kontaminationen der Proben während der Messung zu vermeiden, wurden die Proben nach steigender Anreicherung sortiert, d. h. die Proben mit der niedrigsten zu erwartenden Anreicherung wurden zuerst gemessen.

3.6 Lagerungsdichte

Mit einem Humus-Stechrahmen (20 x 20 cm) wurden die Horizonte der organischen Auflage, Of und Oh, volumenbezogen beprobt, grob (6 mm) gesiebt, bei 70 °C getrocknet und rückgewogen. Außerdem wurde die Horizontmächtigkeit bestimmt. Die Lagerungsdichte errechnet sich aus der Trockenmasse und dem Probenvolumen.

3.7 pH-Werte

Der pH-Wert wurde mittels pH-Meter (pH 538, WTW Wissenschaftlich-Technische Werkstätten GmbH, Weilheim, Deutschland)) in den Bodenextrakten (vgl. Kap. 3.1) bestimmt, d. h. also in 1 M KCl-Lösung.

3.8 Konzentration des Gesamtkohlenstoff und –stickstoff der Bodenproben

Die Bestimmung des Gesamtkohlenstoffs und –stickstoffs erfolgte mit einem CHNS-Elementaranalysator (vario EL II, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland). Dazu wurden ca. 15-20 mg gemahlener Boden eingewogen.

3.9 Elementkonzentrationen der Bodenproben

Die Bestimmung der Gesamt-Elementkonzentrationen von Calcium, Magnesium, Kalium, Natrium, Phosphor und Schwefel (Makronährstoffe), Mangan, Eisen, Aluminium, Kupfer, Zink, Molybdän und Bor (Mikronährstoffe) erfolgte mittels ICP-AES (Inductively Coupled Plasma-Atomic Emission Spectroscopy; Optima 3000 DV, Perkin Elmer, Rodgau-Jügesheim, Deutschland). Dazu wurden ca. 100 mg des gemahlenden Bodens in Quarzglasröhrchen eingewogen und 1 ml 65 % (v/v) HNO₃ zugegeben. Daraus wurde ein sog. Druckaufschluß hergestellt; dies geschieht in speziellen Druckaufschlußapparaturen bei 160 °C für 10 h.

3.10 Depositionsmessung

Die Depositionsmessungen im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden ausschließlich auf den Standorten im Fichtelgebirge durchgeführt. Zur Bestimmung des N-Eintrags mit dem Niederschlag wurden zwei ineinander gesteckte PE-Flaschen als Niederschlagssammler verwendet, die während der Vegetationsperiode 1998 wöchentlich beprobt wurden. In den Beständen wurden jeweils 5 Sammelgefäße zur Bestimmung des Bestandesniederschlags aufgestellt und sofern möglich ein Gefäß für den Freilandniederschlag. War in den Beständen keine geeignete Freifläche oder ein Meßturm vorhanden, wurde der Freilandniederschlag auf der nächstgelegenen offenen Fläche bestimmt. Das Niederschlagsvolumen in den Sammelgefäßen wurde gemessen, eine Teilprobe von etwa 20 ml entnommen und die Ammonium- und Nitratkonzentrationen des Niederschlags mit Hilfe der CFA (vgl. Kap. 3.4) gemessen.

3.11 Quellwasseruntersuchung

Im Rahmen der Niederschlagsbeprobung wurde auch der N-Austrag mit dem Quellwasser untersucht. Dazu wurden Quellen gesucht, in die die untersuchten Bestände entwässern und über das ganze Jahr 1998 Wasserproben von etwa 20 ml entnommen. Während der Vegetationsperiode fand diese Probenahme wöchentlich statt, während der Wintermonate etwa alle drei Wochen. Von diesen Wasserproben wurden Ammonium- und Nitratkonzentrationen mit Hilfe des CFA (vgl. Kap. 3.4) bestimmt.

3.12 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung der Ergebnisse erfolgte mit SPSS für Windows (Version 10.0). Negative Bruttoumsatzraten von Nitrat wurden für die statistischen Tests auf 0 gesetzt. Um normalverteilte Grundgesamtheiten und homogene Varianzen einzuhalten, wurden die Daten vor der Durchführung der Tests logarithmustransformiert. Unterschiede zwischen Standorten wurden mittels univariater Varianzanalyse, Unterschiede zwischen Horizonten mittels gepaartem *t*-Test, jeweils auf dem Signifikanzniveau $p = 0.05$, ermittelt. Anhand einer multiplen Regression wurden Unterschiede zwischen den untersuchten Jahreszeiten bzw. Baumarten getestet.

4 Standorte

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden Buchen- und Fichtenwälder entlang eines Europa-Transektes und innerhalb des nordbayerischen Mittelgebirges Fichtelgebirge untersucht.

4.1 Standorte entlang des Nord-Süd-Transekts

Der Transekt erstreckt sich von Nordschweden bis nach Mittelitalien (Abb. 4-1) und stellt einen klimatischen und Depositions-Gradienten dar. Innerhalb des Projektes "CArbon and NItrogen cycling in Forest ecosystems (CANIF)" wurden dort biogeochemische Stoffkreisläufe untersucht. Um Effekte der N-Deposition und des Klimas zu trennen, wurden Standorte ausgewählt, die sich in ihren Bodeneigenschaften möglichst wenig unterscheiden. Daher handelt es sich bei den meisten Standorten (mit Ausnahme der beiden italienischen Standorte) um Waldökosysteme mit sauren Böden auf saurem Ausgangsgestein.

Aufgrund der großen Probenzahl wurden in der vorliegenden Arbeit ausgewählte Standorte entlang einer Nord-Süd-Achse durch Europa untersucht (Tab. 4-1), die eine Spanne der trockenen und nassen N-Deposition von 1.7 bis $20.1 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ umfaßte. In Deutschland wurde nicht auf dem CANIF-Standort "Waldstein" gearbeitet, der in Tabelle 4-1, die die wichtigsten Charakteristika der untersuchten Standorte enthält, zu finden ist, sondern in einem benachbarten Bestand ähnlichen Alters ("Weidenbrunnen II", s. Tab. 4-2).



Abb. 4-1: Karte der untersuchten Standorte des Europa-Transektes des Projektes CANIF (nach PERSSON et al. 2000b). Ohne Maßstab.

Tabelle 4-1: Lage, Klima und die wichtigsten Charakteristika der Transektstandorte im CA-NIF-Projekt. Nach PERSSON et al. (2000b).

Land	Schweden		Dänemark	Deutschland		Frankreich		Italien	
	Åheden	Skogaby	Gribskov	Waldstein	Schacht	Aubure	Aubure	Collelongo	Monte di Mezzo
Abkürzung	Åhe	Sko	Gri	Wal	Sch	AuP	AuF	Col	MdM
Lage	64°13'N 19°30'E	56°33'N 13°13'E	55°58'N 12°15'E	50°12'N 11°53'E	50°04'N 11°50'E	48°12'N 07°11'E	48°12'N 07°11'E	41°52'N 13°38'E	41°45'N 14°53'E
Höhe [m ü. NN]	175	95-115	45	700	850	1050	1000	1560	905
Baumart	<i>Pinus, Picea, Betula</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>
Bestandestyp	natürl., unbewirtschaftet	gepflanzt	natürl. Regeneration	gepflanzt	natürl., kaum bewirtschaftet	gepflanzt	natürl. Regeneration	natürl. Regeneration	auf ehem. Wiese gepflanzt
Bestandesalter (1995)	180	31	118	142	120	92	161	104	37
Bodenvegetation ^a	Moderat Vm, Vv, Moos	Stellenweise Moos, Df	Spärlich Oa, Go	Dicht Vm, Cv, Df	Spärlich Dfm, Vm	Moderat Df, Dfm, Ru	Spärlich Po, Dfm	Spärlich Go, Gr	Sehr spärlich Hh
Klima	boreal	humid o-zeanisch	humid o-zeanisch	humid kontinent.	humid kontinent.	humid o-zeanisch	humid o-zeanisch	montan mediterran	montan mediterran
Knospenaustrieb	Anfang Juni	Mitte Mai	Anfang Mai	Ende April	Anfang Mai	Ende April	Anfang Mai	Anfang Mai	Mi. - Ende April
Mittl. Jahrestemp. [°C] ^b	1.0	7.6	7.5	5.5	5.5	5.4	5.4	6.4	8.5
Jährl. Niederschlag [mm] ^b	588	1237	632	890	890	1192	1192	1109	1032
N nasse/trockene/Gesamtdosition [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹]	1.1/0.6 1.7	12.8/3.6 16.4	8.0/3.6 11.6	13.5/6.6 20.1	13.5/6.6 20.1	9.1/5.5 14.7	9.1/5.5 14.7	6.4/4.4 10.8	?/4.0 ?
Bodentyp	Regosol	Podsol	Arenosol	Podsol-Braunerde	Podsol-Braunerde	Podsol-Braunerde	Podsol	Para-braunerde	?

^a: Bp=*Betula pubescens*, Cv=*Calamagrostis villosa*, Df=*Deschampsia flexuosa*, Dfm=*Dryopteris filix-mas*, Go=*Galium odoratum*, Gr=*Geranium robertianum*, Hh=*Hedera helix*, Oa=*Oxalis acetosella*, Pa=*Picea abies*, Ps=*Pinus sylvestris*, Po=*Polystichum spinulosum*, Ru=*Rubus sp.*, Vm=*Vaccinium myrtillus*, Vv=*Vaccinium vitis-idaea*

^b: Daten für den Zeitraum 1993-1997; Daten für Collelongo basieren auf 1996-1998, AuP und AuF haben die gleiche meteorolog. Station, für Sch gab es zu wenige Daten für einen eigenen Wert.

Tabelle 4.-1: fortgesetzt.

Land	Schweden		Dänemark	Deutschland		Frankreich		Italien	
	Åheden	Skogaby		Waldstein	Schacht	Aubure	Aubure	Colle-longo	Monte di Mezzo
Standort									
Horizontmächtigkeit Of+Oh [cm]	5	6.7	?	7.9	6	1-3	1-5	0.5-1	?
Trockenmasse im Of+Oh [kg m ⁻²] ^c	2.8 ± 0.6	6.4 ± 0.5	41 ± 2.9	14.8 ± 1.4	6.7 ± 0.6	4.5 ± 1.1	3.0 ± 0.3	19 ± 1.7	34 ± 2.2
Boden-pH (H ₂ O) Of+Oh	3.93	4.06	4.29	3.69	4.34	3.48	4.01	5.2	-
Boden-pH (H ₂ O) (0-10 cm)	4.45	4.01	4.07	3.52	3.99	3.71	3.57	5.69	6.92
Textur (0-10 cm)	Sand	Sandiger Lehm	Feinsand	Lehmiger Sand	Toniger Schluff – sandiger Schluff	Sandiger Lehm	Lehmiger Sand	Schluffiger Lehm – schluffiger Ton	Lehm
Skelett (0-10 cm) [%]	0	0	0	3	20	46	40	0-10	0
LAI (1994 od. 1995)	2.5	7	4.9	6.2	4.1	5.4	5.8	4.5	5.5
Baumdicke ^c [n ha ⁻¹]	433 (Ps) 434 (Pa) 51 (Bp)	<2285	400	363	372	568	352	885	1197
Mittlere Baumhöhe [m]	18.0 (Ps) 14.3 (Pa) 11.7 (Bp)	15	26.3	26.7	24.0	27.9	22.4	18.0	20.5
DBH ^d [cm]	24.1 (Ps) 16.0 (Pa) 12.1 (Bp)	14.5	40.5	36.5	33.6	40.7	34.9	21.2	19.5
Grundfläche ^c [m ² ha ⁻¹]	22.7 (Ps) 10.4 (Pa) 0.7 (Bp)	34	24.6	39.4	37.3	72	?	32.1	38.4
Jährl. Zuwachs ^c [m ³ ha ⁻¹ a ⁻¹]	3.9 (Ps)	15	8.9-9.6	10.3	?	7.7	2.38	4.7	3.5

^c: angegeben sind Mittelwert ± Standardfehler, Gri, Col, MdM: Daten für 0-5 cm des Mineralbodens statt für Humusauflage.

^d: Daten Ahe 1998; AuP:1988, AuF: 1994; übrige Standorte 1995 oder 1996

4.2 Standorte im Fichtelgebirge

Neben den Standorten des CANIF-Transektes wurden im Fichtelgebirge drei weitere Fichten- und zwei Buchenbestände untersucht (inklusive des CANIF-Standes "Schacht", Abb. 4-2). Grund für die Auswahl dieser zusätzlichen Bestände war die Untersuchung der Variabilität der Stickstoffumsätze in einem Wuchsgebiet, d. h. die Unterschiede zwischen Klima und Deposition der einzelnen Bestände sind eher als gering einzustufen, dafür treten Standorteigenschaften in den Vordergrund. Zusätzlich wurden die Fichtenstandorte nach ihrer unterschiedlichen Zuordnung zu verschiedenen N-Haushaltstypen ausgewählt, wie sie von DURKA (1994) klassifiziert wurden. So gehört der Standort Haidlasbach zum N-Typ I (nicht nitrifizierend, negative NO_3 -Bilanz), der Standort Rainungsplatz entspricht dem N-Typ II (nitrifizierend mit hohem NO_3 -Verbrauch und positiver NO_3 -Bilanz) und der Standort Weidenbrunnen wird dem N-Typ III (nitrifizierend mit geringem NO_3 -Verbrauch und positiver NO_3 -Bilanz) zugerechnet. In Tabelle 4-2 sind einige Charakteristika dieser Fichtelgebirgsstandorte dargestellt. Der nachfolgend "Weidenbrunnen" genannte Standort ist nicht zu verwechseln mit der Intensivmeßfläche "Weidenbrunnen" des Bayreuther Instituts für Terrestrische Ökosystemforschung (BITOEK), die dem in der vorliegenden Arbeit untersuchten Standort benachbart ist.

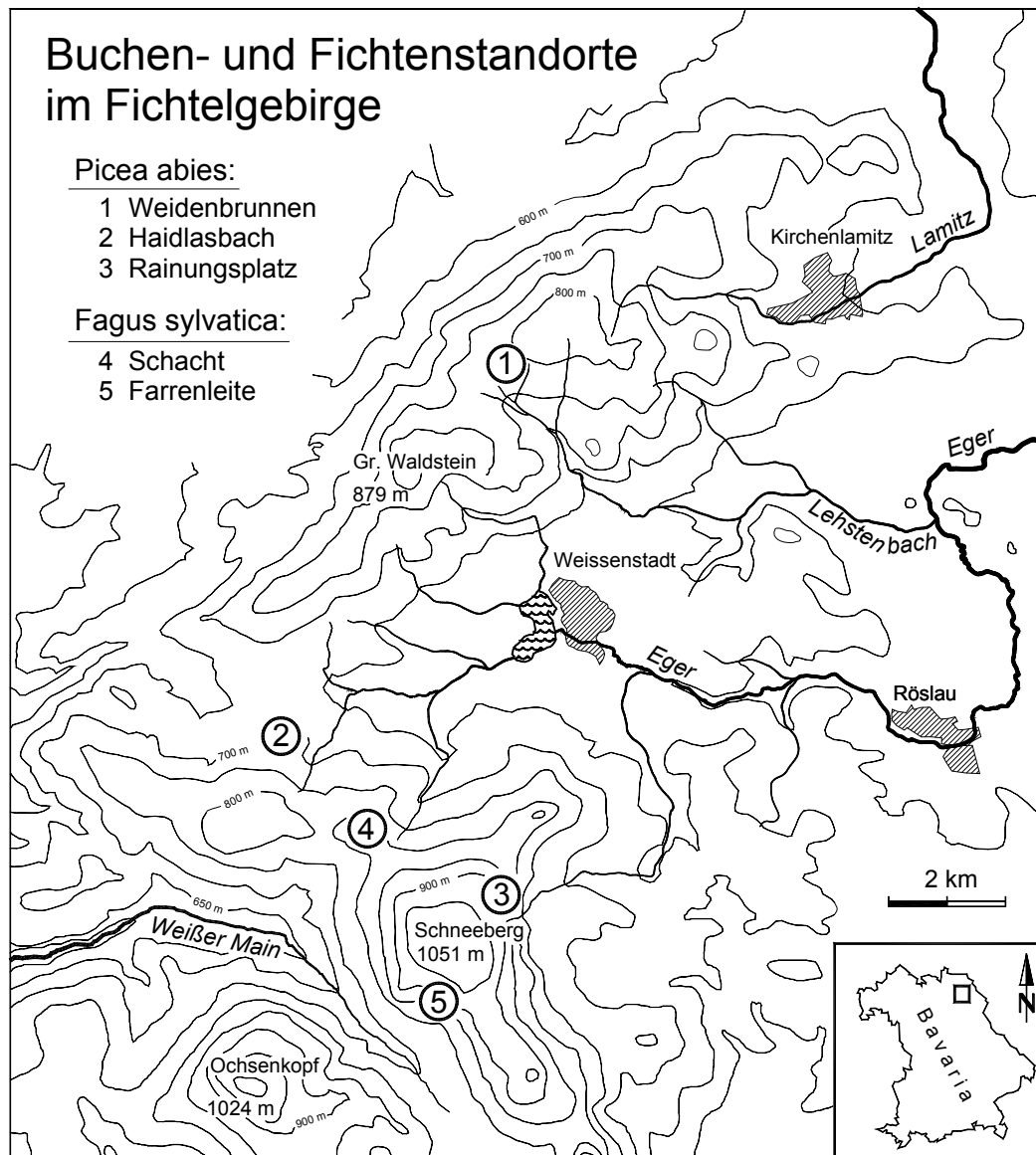


Abb. 4-2: Karte der untersuchten Standorte im Fichtelgebirge, NO-Bayern. Dr. Pedro Gerstberger, BITOEK.

Tabelle 4-2: Bestandeskenndaten der Fichtelgebirgsstandorte (Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$).

Standort	Haidlasbach	Rainungsplatz	Weidenbrunnen II	Schacht	Farrenleite
Abkürzung	HL	RP	WB	SCH	FRL
Baumart	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
Bestandesalter [a] ^a	85	81	117	144	126
Höhe [m ü. NN]	720	920	780	850	920
Unterwuchs ^b	spärlich; Df, Vm, Moos	dicht; Cv, Df, Vm, Moos	dicht; Cv, Df, Ud	spärlich; Dfm, Vm	spärlich; Oa
Geologie	Phyllit	Granit	Granit	Phyllit	Granit
Bodentyp	Podsol-Braunerde	Hanggley	Podsol-Braunerde	Podsol-Braunerde	Podsol-Braunerde
Humusform	streugenutzter Rohhumus	Rohhumus	Rohhumus-artiger Moder	feinhumus-reicher Moder	feinhumus-arter Moder
Horizontmächtigkeit Of [cm]	2.7 \pm 1.0	2.6 \pm 1.2	3.9 \pm 1.0	2.8 \pm 1.9	1.5 \pm 0.8
Horizontmächtigkeit Oh [cm]	2.1 \pm 0.8	4.4 \pm 0.8	5.3 \pm 0.7	2.7 \pm 1.1	2.0 \pm 0.9
Trockenmasse Of [kg m ⁻²]	3.61 \pm 1.47	3.71 \pm 1.73	2.50 \pm 0.59	2.43 \pm 1.42	1.76 \pm 0.73
Trockenmasse Oh [kg m ⁻²]	4.54 \pm 3.75	8.33 \pm 2.18	10.23 \pm 1.93	4.42 \pm 0.98	4.93 \pm 2.80
pH _{KCl} Of	2.84 \pm 0.11	2.89 \pm 0.13	3.02 \pm 0.15	3.09 \pm 0.16	3.34 \pm 0.41
pH _{KCl} Oh	2.75 \pm 0.90	2.94 \pm 0.13	2.84 \pm 0.13	2.92 \pm 0.15	3.26 \pm 0.43
Jahresniederschlag 1998 [mm] ^c	1155	1468	1599	1259	1468
Nasse N-Deposition 1998 [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹] ^c	19.0	17.8	29.1	19.9	17.8

^a: 1998; Datengrundlage: Forstamt Weißenstadt^b: Abkürzungen vgl. Tab. 4-1, Ud=Urtica dioica^c: Rainungsplatz: kein Sammelgefäß für Freilandniederschlag, Daten von ca. 1 km entfernten Farrenleite

5 Ergebnisse

5.1 Quantifizierung der N-Umsatzraten im Fichtelgebirge

Die Umsatzraten von Ammonium und Nitrat wurden im Fichtelgebirge während der Vegetationsperiode 1998 an den drei Fichtenstandorten Haidlasbach, Rainungsplatz und Weidenbrunnen II, der nachfolgend als Weidenbrunnen bezeichnet wird, und den beiden Buchenstandorten Schacht und Farrenleite gemessen. Diese regionale Untersuchung wurde durchgeführt, um die N-Umsatzraten selbst und ihre Variabilität auf Standorten mit etwa gleichem Klima und Deposition zu quantifizieren.

5.1.1 Brutto-Umsatzraten

Der Begriff Brutto-Umsatzrate bezeichnet generell die Prozesse der Brutto-Produktion oder des Brutto-Verbrauchs von N (vgl. Kap. 2). Die Brutto-NH₄-Produktion wird als Brutto-Mineralisation bezeichnet. Der Brutto-NH₄-Verbrauch umfaßt den Gesamtverbrauch von Ammonium durch die Prozesse Nitrifikation und mikrobielle Assimilation. Die Brutto-NH₄-Immobilisierung ist definiert als Brutto-NH₄-Verbrauch abzüglich der Brutto-Nitrifikation.

Für die Brutto-Umsatzraten von Nitrat gilt analog: Die Brutto-NO₃-Produktion wird allgemein Brutto-Nitrifikation genannt. Der Brutto-NO₃-Verbrauch umfaßt den Gesamtverbrauch von Nitrat durch mikrobielle Assimilation.

5.1.1.1 Brutto-Mineralisation und Brutto-NH₄-Verbrauch

Buche:

Die Brutto-Umsatzraten von Ammonium der beiden Buchenstandorte (SCH: Schacht, FRL: Farrenleite) im Fichtelgebirge waren sowohl im Sommer als auch im Herbst 1998 im Of-Horizont signifikant höher ($p < 0.01$) als im Oh-Horizont (Abb. 5.1-1). Dieser Befund war aufgrund des größeren Anteils an unzersetzter Streu und damit leicht mineralisierbarem Material in der Of- im Vergleich zur Oh-Lage zu erwarten.

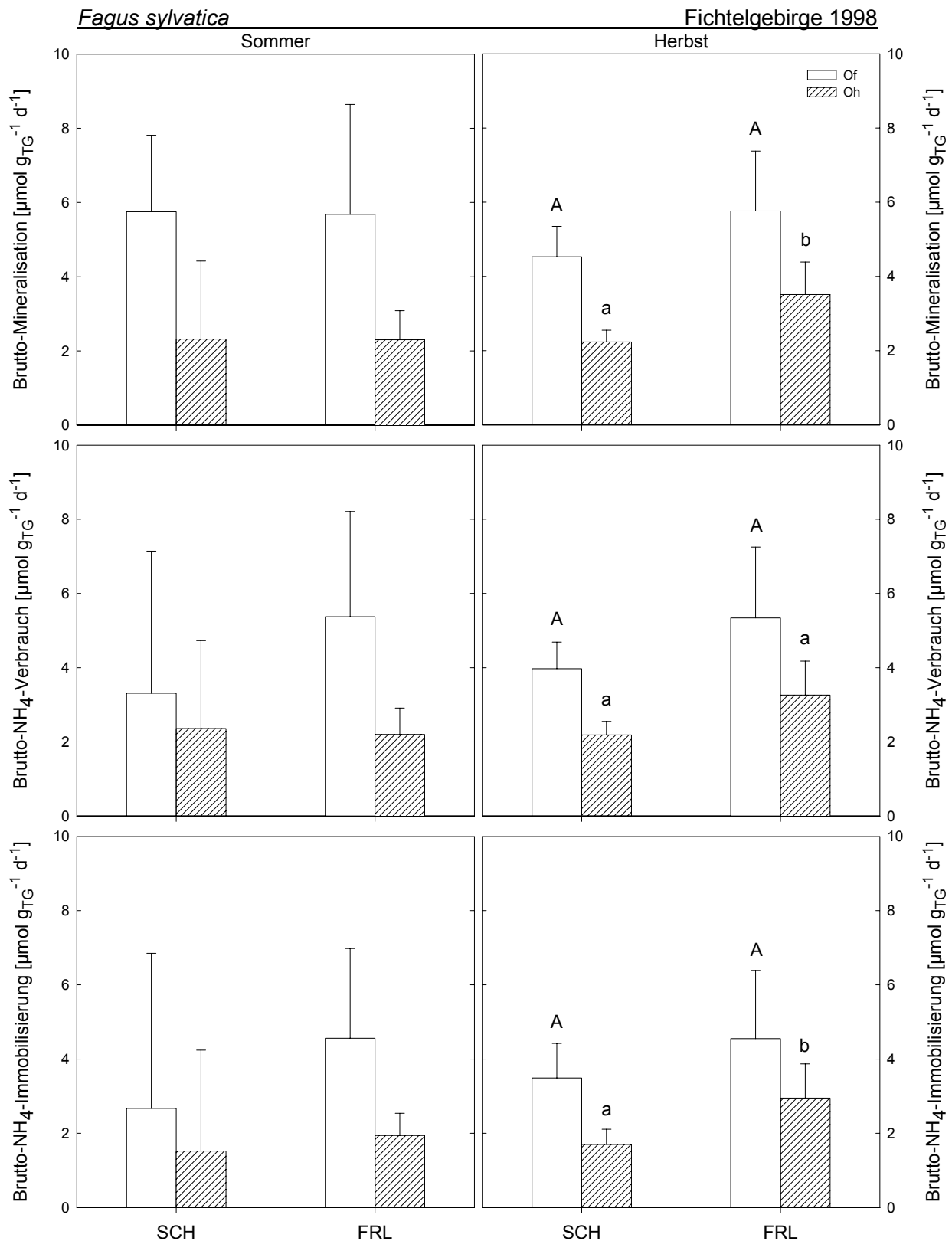


Abb. 5.1-1: Brutto-Mineralisation, Brutto-NH₄-Verbrauch und Brutto-NH₄-Immobilisierung in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Sommer und Herbst 1998. Für statistische Tests wurden die Daten logarithmustransformiert und ein *t*-Test für unabhängige Stichproben für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Die beiden Buchenstandorte Schacht und Farrenleite unterschieden sich im Sommer 1998 weder im Of- noch im Oh-Horizont signifikant in ihren Umsatzraten voneinander ($p > 0.05$). Dagegen waren im Herbst sowohl die Brutto-Mineralisation als auch die Brutto-Immobilisierung von Ammonium im Oh-Horizont des Standorts Farrenleite signifikant höher als in der des Schachts ($p = 0.016$ Mineralisation bzw. $p = 0.042$ Immobilisierung). Im Of gab es dagegen auch im Herbst keinen Unterschied zwischen den Buchenstandorten ($p > 0.05$).

Fichte:

Die Fichtenstandorte Haidlasbach (HL), Rainungsplatz (RP) und Weidenbrunnen II (WB) wiesen ähnliche Brutto-Umsatzraten wie die zuvor beschriebenen Buchenstandorte auf (Abb. 5.1-2). Vergleicht man die beiden Humushorizonte für den jeweiligen Standort miteinander, so zeigt sich, daß die Umsatzraten im Of- und Oh-Horizont jeweils signifikant voneinander verschieden sind ($p < 0.01$). Dabei sind im Of-Horizont bis zu vier mal höhere Brutto-Mineralisationsraten zu finden als im Oh.

Beim Vergleich der Standorte ließen sich aufgrund der starken Streuung der Einzelwerte nur zum Teil signifikante Unterschiede zwischen den drei Fichtenstandorten feststellen. Im Of-Horizont wies der Standort Weidenbrunnen im Sommer signifikant geringere Brutto-Verbrauchs und –Immobilisierungsraten auf als Haidlasbach und Rainungsplatz ($p = 0.043$ bzw. 0.001 Verbrauch). Im Sommer waren die höchsten Brutto-Umsatzraten für den Of-Horizont am Standort Rainungsplatz zu finden, die geringsten im Weidenbrunnen. Im Herbst dagegen waren die Umsatzraten am Rainungsplatz nur noch etwa halb so hoch wie im Sommer. Erstaunlich sind die hohen Umsätze am Haidlasbach.

Im Oh-Horizont waren im Sommer am Standort Weidenbrunnen signifikant geringere Raten zu finden als im Haidlasbach ($p = 0.036$ Mineralisation, $p = 0.000$ Verbrauch und Immobilisierung). Im Herbst unterschieden sich die Brutto-Umsatzraten der beiden Standorte dagegen nicht, waren jedoch - z. T. signifikant - niedriger als am Rainungsplatz, der im Sommer immer eine Mittelstellung zwischen den anderen Standorten eingenommen hatte. Am Standort Haidlasbach waren die Oh-Brutto-Umsatzraten im Herbst nur etwa halb so hoch wie im Sommer, bei den Umsatzraten im Oh-Horizont der Standorte Rainungsplatz und Weidenbrunnen dagegen ließ sich kaum ein Unterschied zwischen Sommer und Herbst feststellen.

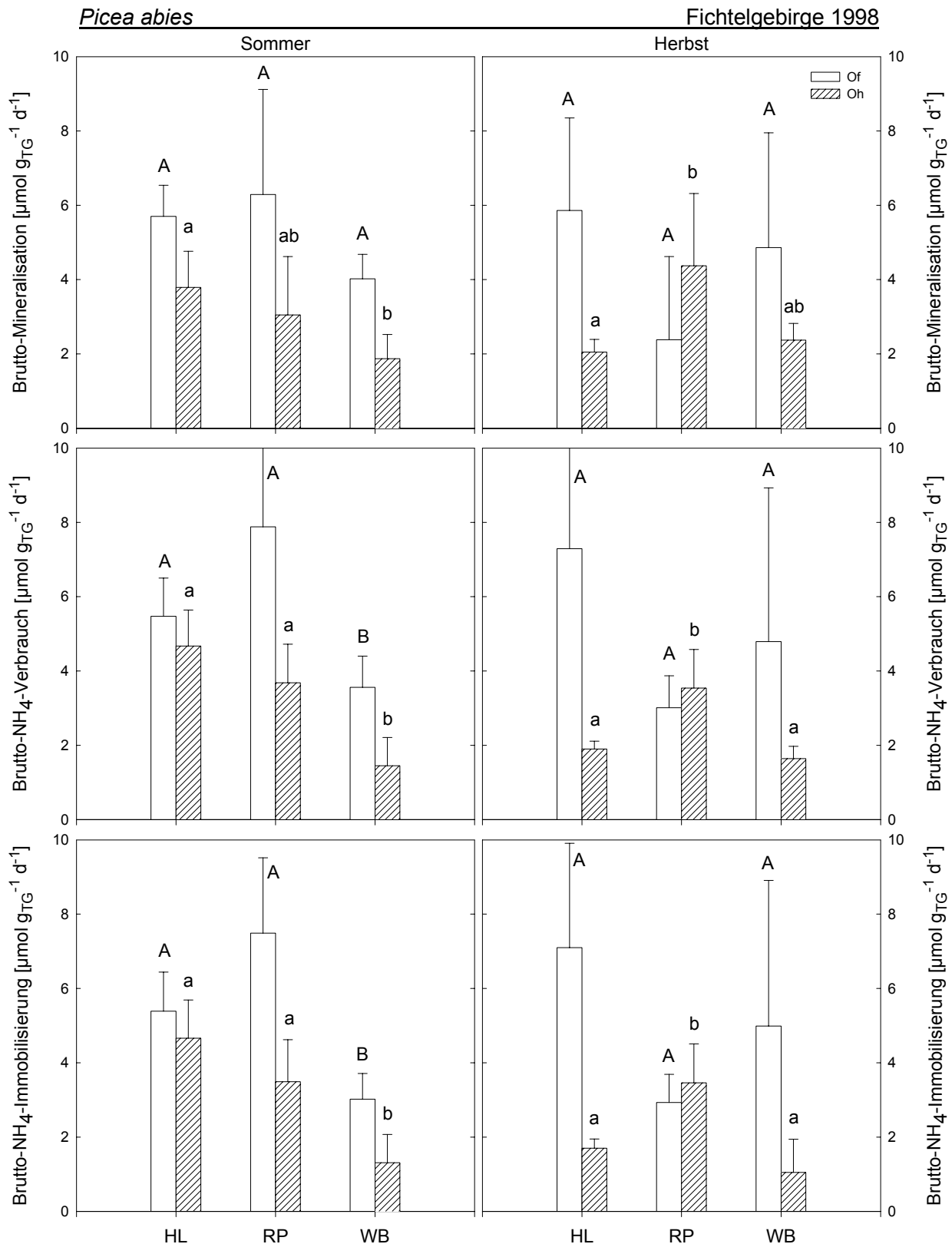


Abb. 5.1-2: Brutto-Mineralisation, Brutto-NH₄-Verbrauch und Brutto-NH₄-Immobilisierung in der Humusaufgabe von *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Sommer und Herbst 1998. Die Daten wurden für die statistischen Tests logarithmustransformiert und eine Varianzanalyse für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Vergleicht man die Brutto-Umsatzraten aller Fichtenstandorte in Abhängigkeit von der Jahreszeit, so zeigte sich für den Oh-Horizont im Herbst ein signifikant geringerer Brutto-Verbrauch ($p = 0.026$) und geringere Brutto-Immobilisierung von Ammonium ($p = 0.032$) im Vergleich zum Sommer.

PLOETZ (1996) fand im Juli bzw. Oktober im Mittel über die gesamte Humusaufgabe des Standorts Haidlasbach Brutto-Mineralisationsraten von 0.5 bzw. 1 $\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ an ungestörten Bodenproben. Mit 4.7 bzw. 4.1 $\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ im Mittel über Of- und Oh-Horizont wurden in der vorliegenden Arbeit zu vergleichbaren Zeitpunkten um den Faktor 10 bzw. 4 höhere Raten in gesiebten Bodenproben gefunden.

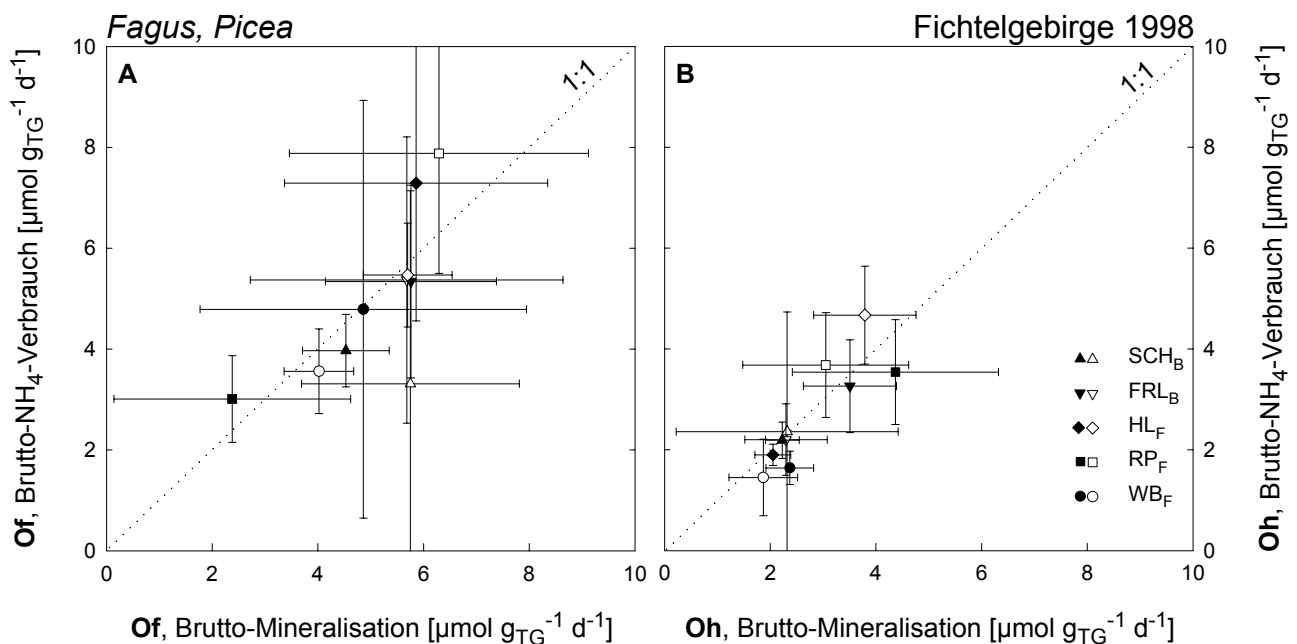


Abb. 5.1-3: Brutto-NH₄-Verbrauch in Abhängigkeit von der Brutto-Mineralisation in der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Sommer und Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Sommer-Werte, die geschlossenen die Herbst-Daten. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Der Brutto-NH₄-Verbrauch war etwa gleich hoch wie die Brutto-Mineralisation, ersichtlich an den Punkten an der 1:1-Linie in Abb. 5.1-3 A und B. Das bedeutet, daß neu mineralisiertes Ammonium sofort von Mikroorganismen immobilisiert, d. h. aufgenommen und für den Zellstoffwechsel verwendet, oder nitrifiziert wurde.

Die Streuung der Einzelwerte war sehr groß, so daß über die Jahreszeit keine signifikanten Unterschiede in den Brutto-Umsatzraten von Ammonium zwischen Buchen- und Fichtenstandorten festgestellt werden konnten, auch zwischen Sommer und Herbst bestand keine Differenz.

5.1.1.2 Brutto-Nitrifikation und Brutto-NO₃-Verbrauch

Buche:

Die Umsatzraten in den Of- und Oh-Horizonten am gleichen Standort sind jeweils signifikant voneinander verschieden ($p < 0.01$), jedoch ist die Richtung des Unterschieds je nach der betrachteten Umsatzrate bzw. Jahreszeit uneinheitlich (Abb. 5.1-4). Die Brutto-Nitrifikation und der Brutto-NO₃-Verbrauch im Of-Horizont der Buchenstandorte waren untereinander sehr ähnlich. Die Brutto-Umsatzraten in der Of-Lage des Standorts Farrenleite waren in der Tendenz höher als am Schacht, dies war statistisch aufgrund der starken Streuung der Einzelwerte jedoch nicht abzusichern. Auffällig ist, daß sogar im Mittel negative Brutto-NO₃-Verbrauchsraten auftraten. Dies ist per Definition biologisch nicht sinnvoll (TIETEMA & WESSEL 1992). Diese negativen Raten wurden in der vorliegenden Arbeit zwar dargestellt, für die statistische Auswertung wurden sie jedoch gleich 0 gesetzt.

Im Sommer war die Brutto-Nitrifikation im Oh-Horizont am Standort Schacht signifikant höher als an der Farrenleite ($p = 0.036$), im Herbst dagegen war der Brutto-NO₃-Verbrauch am Schacht signifikant höher als an der Farrenleite ($p = 0.01$). Auffällig ist, daß der Brutto-NO₃-Verbrauch in beiden Horizonten der organischen Auflage wesentlich geringer war als die entsprechende NO₃-Produktionsrate (Brutto-Nitrifikation), was Konsequenzen hat für die Kopplung des N-Kreislaufs (s.u.).

Die durchschnittliche Brutto-Nitrifikationsrate in der Humusaufgabe der Buchenstandorte war mit $0.6 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ um etwa den Faktor 6 geringer als die Brutto-Mineralisation, die im Durchschnitt über beide Humus-Horizonte und Probenahme-Zeitpunkte etwa $4 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ betrug. Der Unterschied in den Verbrauchsraten von Ammonium und Nitrat war sehr viel größer: Während der Brutto-NH₄-Verbrauch mit etwa $3.5 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ vergleichbar war mit der Brutto-Mineralisation, war der Brutto-NO₃-Verbrauch mit $0.06 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ um den Faktor 10 geringer als die Brutto-Nitrifikation und 60 mal geringer als der Brutto-NH₄-Verbrauch.

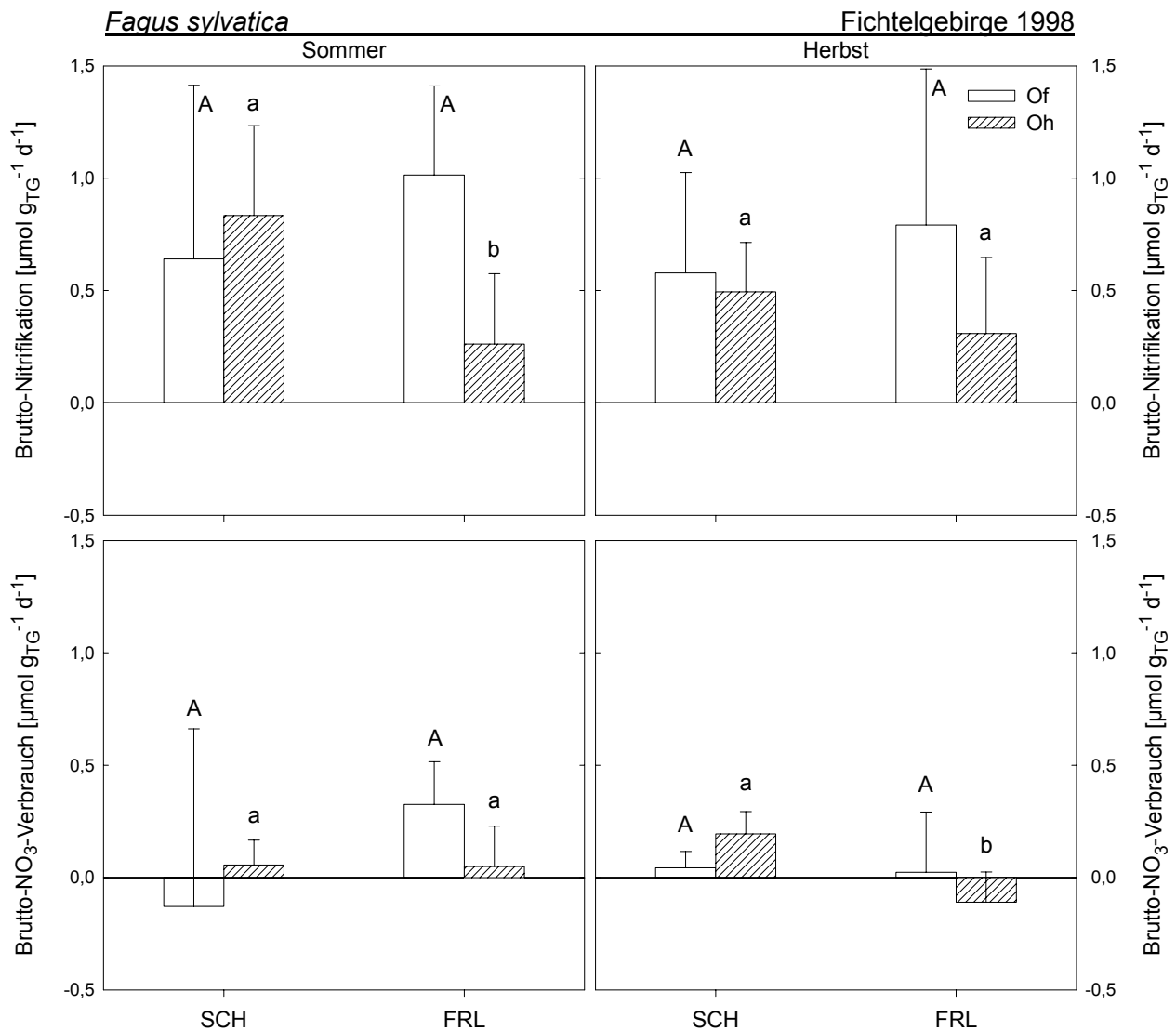


Abb. 5.1-4: Brutto-Nitrifikation und Brutto-NO₃-Verbrauch in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Sommer und Herbst 1998. Für die statistischen Tests wurden die Daten logarithmustransformiert und ein *t*-Test für unabhängige Stichproben für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Fichte:

Die Fichtenstandorte müssen etwas differenzierter betrachtet werden. Die Auswahl dieser Standorte erfolgte aufgrund ihrer Zuordnung zu verschiedenen N-Haushaltstypen (vgl. Kap. 4.1), die von DURKA (1994) klassifiziert wurden. So wird Haidlasbach dem N-Typ I (nicht nitrifizierend, negative NO₃-Bilanz) zugeordnet, Rainungsplatz dem N-Typ II (nitrifizierend

mit hohem NO_3 -Verbrauch und positiver NO_3 -Bilanz) und der Standort Weidenbrunnen dem N-Typ III (nitrifizierend mit geringem NO_3 -Verbrauch und positiver NO_3 -Bilanz). Die Brutto-Umsatzraten von Nitrat entsprachen dieser Einstufung im Sommer in beiden Horizonten (Abb. 5.1-5). Im Herbst dagegen war die Brutto-Nitrifikation sowohl im Of- als auch im Oh-Horizont am Standort Rainungsplatz geringer als im Haidlasbach, der Brutto- NO_3 -Verbrauch dieses Standorts im Of etwas geringer, im Oh etwas höher als im Haidlasbach.

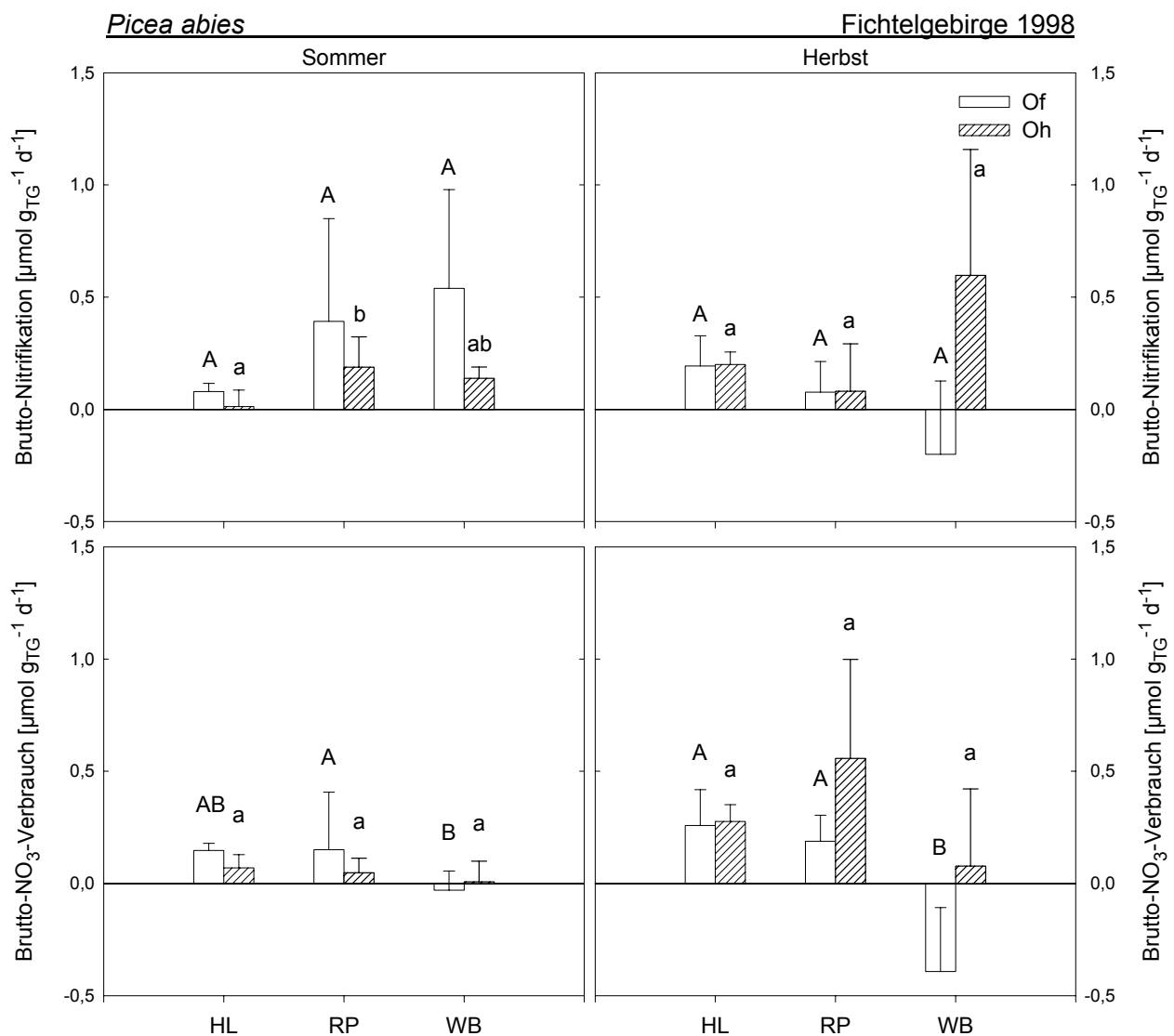


Abb. 5.1-5: Brutto-Nitrifikation und Brutto- NO_3 -Verbrauch in der Humusaufgabe von *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Sommer und Herbst 1998. Die Daten wurden für die statistischen Tests logarithmustransformiert und eine Varianzanalyse für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikant verschiedene Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Im Weidenbrunnen kam es im Herbst im Of-Horizont sogar zu im Mittel negativen Brutto-Umsatzraten. Die Brutto-NO₃-Produktion im Oh war hier die höchste der drei Standorte, der Verbrauch der geringste. Somit können die Daten aus dem Jahr 1998 die Klassifizierung aus dem Jahr 1992 zumindest für den Standort Haidlasbach und Weidenbrunnen nachvollziehen.

Die am Standort Haidlasbach von PLOETZ (1996) gemessenen Brutto-Nitrifikationsraten im Juli von $0.06 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ in der Humusaufgabe stimmen mit der in der vorliegenden Arbeit gemessenen Rate von $0.05 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ sehr gut überein, hier bestand demnach kein Unterschied zwischen gestörter und ungestörter Bodenprobe. Der Brutto-NO₃-Verbrauch beider Arbeiten unterscheidet sich jedoch deutlich. So wurde von PLOETZ (1996) ein Verbrauch von $0.004 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ bestimmt, in der vorliegenden Arbeit von $0.11 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$. Der Unterschied ist im Auftreten von "scheinbar negativen Umsatzraten" bei PLOETZ (1996) begründet, während sich in der vorliegenden Arbeit am Standort Haidlasbach keine "negativen Umsätze" zeigten.

Im Herbst gab es sowohl in der Brutto-Nitrifikation als auch im Brutto-NO₃-Verbrauch eine große Diskrepanz zwischen den von Ploetz bestimmten Raten und der vorliegenden Arbeit: Mit $0.2 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ wurde in der vorliegenden Arbeit eine 40fach erhöhte Brutto-Nitrifikationsrate im Vergleich zu PLOETZ (1996) bestimmt. Der Brutto-NO₃-Verbrauch betrug bei Ploetz $-0.027 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$, in der vorliegenden Arbeit $0.27 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$. Diese großen Unterschiede kommt durch das Auftreten "negativer Umsatzraten" bei PLOETZ (1996) zustande, die Ursache dafür ist wohl größtenteils auf die Verwendung ungestörter Bodenproben zurückzuführen.

Die Darstellung in Abb. 5.1-6 zeigt, daß das Verhältnis zwischen Brutto-NO₃-Produktion und Brutto-NO₃-Verbrauch kaum ausgeglichen ist, erkennbar an der Lage der Punkte im Vergleich zur 1:1-Linie; bei etwa 65 % der Proben ist Nitrat im Überschuß vorhanden. Es wird jedoch deutlich, daß eine Typisierung der Standorte in Anbetracht der großen Variabilität der Brutto-Umsatzraten sehr schwierig ist bzw. sich über die Zeit stark ändert.

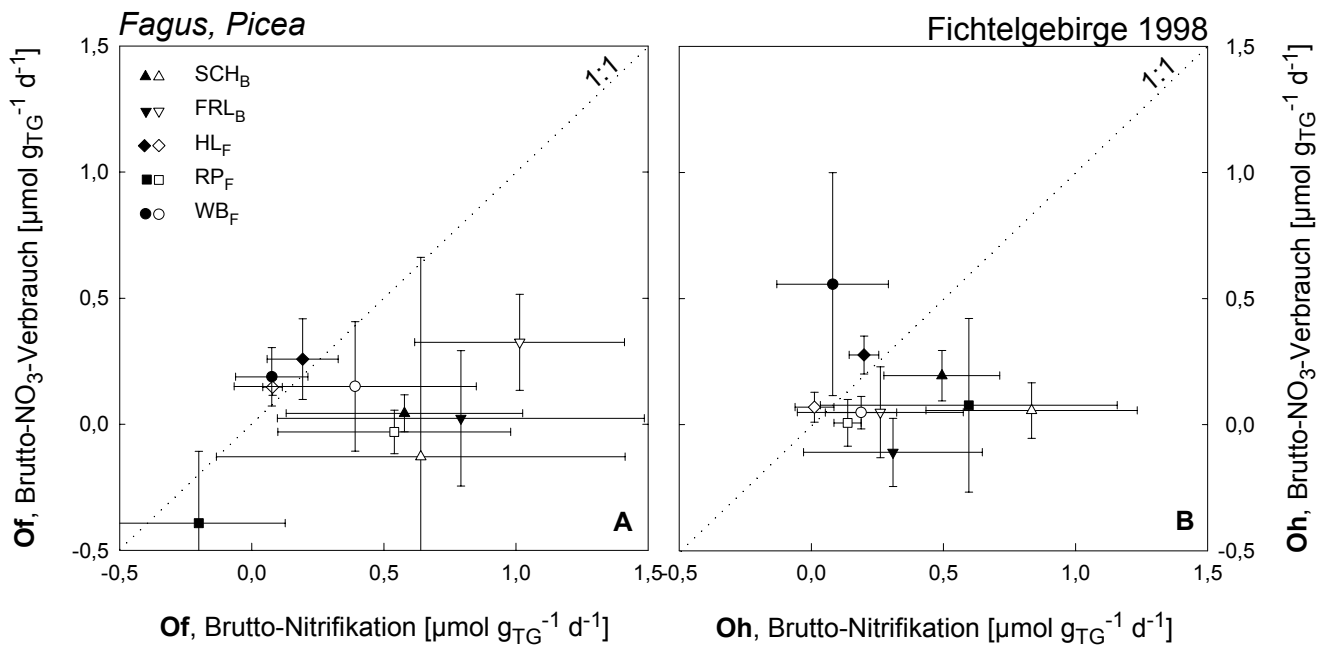


Abb. 5.1-6: Brutto-NO₃-Verbrauch in Abhängigkeit von der Brutto-Nitrifikation im Of-Horizont (A) und Oh-Horizont (B) von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) im Sommer und Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Sommer-Werte, die geschlossenen die Herbst-Daten. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Einen geschlossenen Nitratreislauf in der Humusaufgabe im Sommer und im Herbst wies nur der Fichtenstandort Standort Haidlasbach auf. Die übrigen Fichtenstandorte sowie die Buchenstandorte scheinen nach der vorliegenden Untersuchung das potentielle Risiko des Nitrataustrags zu tragen.

5.1.2 Netto-Umsatzraten

5.1.2.1 Netto-Mineralisation

Die Netto-Mineralisationsrate ist ein Maß für die Akkumulation von Ammonium und Nitrat in einem bestimmten Zeitraum. Abb. 5.1-7 zeigt die Netto-Mineralisation in der Of- und Oh-Lage der untersuchten Buchen- und Fichtenstandorte. Mit Ausnahme des Standorts Schacht war die Netto-Mineralisation in der Of-Lage mehr als doppelt so hoch wie in der Oh-Lage. Es ließ sich kein Unterschied zwischen den Fichtenstandorten feststellen ($p > 0.05$). Die Netto-Mineralisationsraten des Buchenstandorts Farrenleite waren in beiden Humushorizonten sig-

nifikant höher als in den korrespondierenden Horizonten des Schachts ($p = 0.004$ Of bzw. $p = 0.001$ Oh).

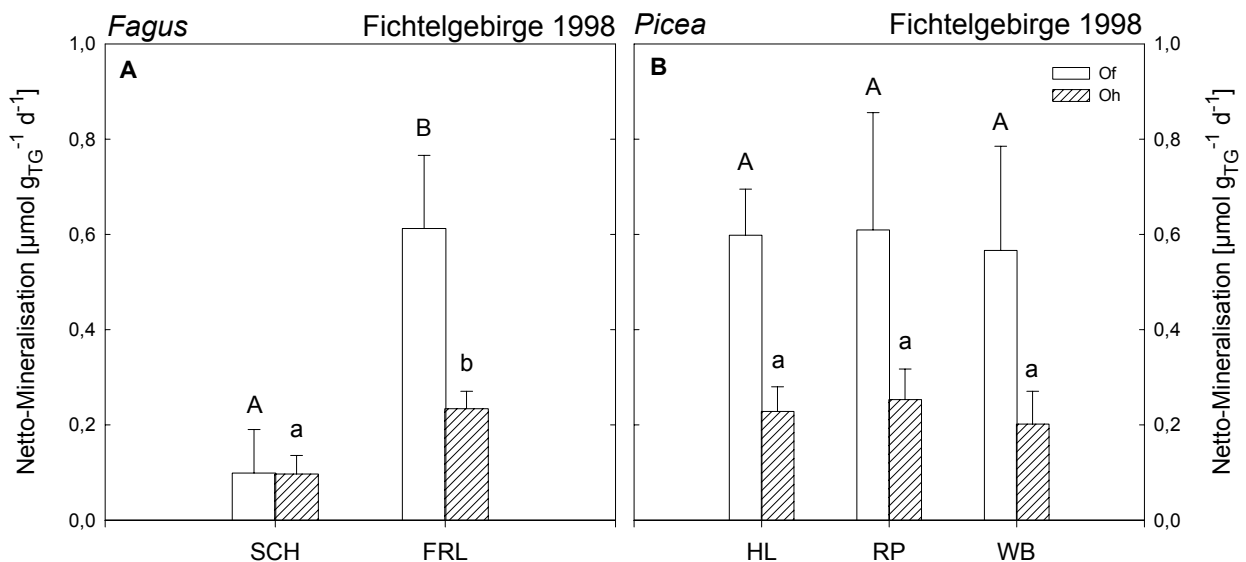


Abb. 5.1-7: Netto-Mineralisation in der Humusauflage von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) 1998. Die Daten wurden für den statistischen Test logarithmustransformiert und ein t -Test für unabhängige Stichproben für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

5.1.2.2 Netto-Nitrifikation

Die Netto-Nitrifikation der Buchenstandorte (Abb. 5.1-8) zeigte ein ähnliches Bild wie die Netto-Mineralisation dieser Standorte: Die Netto-Nitrifikation am Standort Farrenleite war signifikant höher als am Schacht ($p = 0.053$ Of; $p = 0.000$ Oh). Die Fichtenstandorte hingegen zeigten in ihren Netto-Nitrifikationsraten ein völlig anderes Bild als in der Netto-Mineralisation. Am Standort Haidlasbach war in beiden Humushorizonten kaum eine Netto-Nitrifikation nachweisbar; Rainungsplatz und Weidenbrunnen wiesen deutliche Netto-Nitrifikation auf, die in der Oh-Lage signifikant höher war als am Standort Haidlasbach ($p = 0.001$).

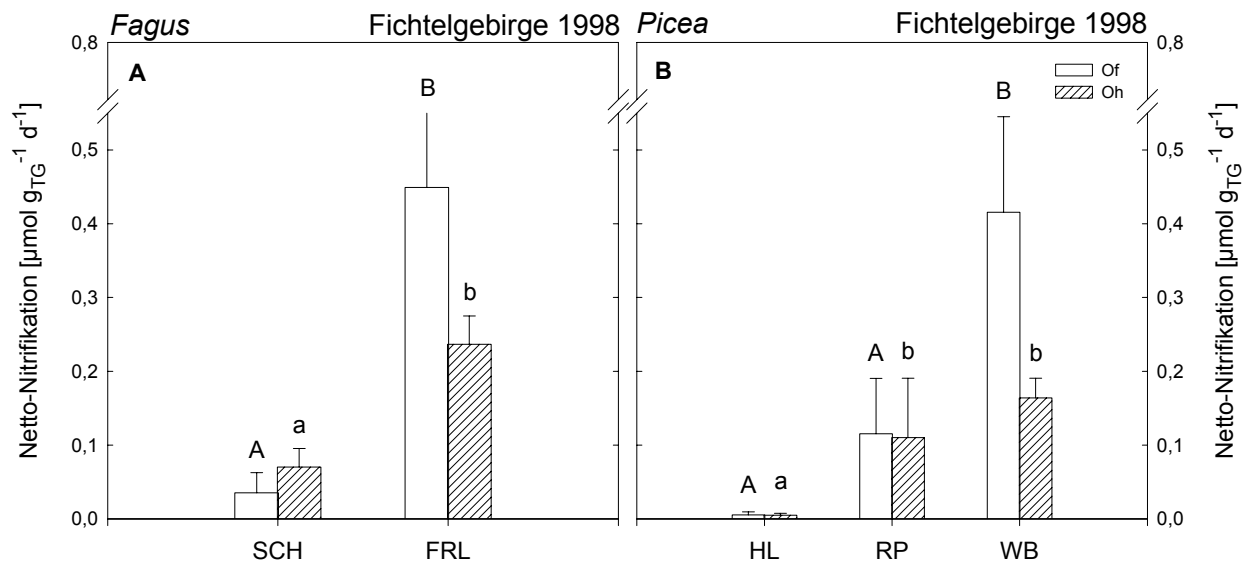


Abb. 5.1-8: Netto-Nitrifikation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern) 1998. Die Daten wurden für den statistischen Test logarithmustransformiert und eine Varianzanalyse für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Insgesamt konnten für Buchen- und Fichtenstandorte sehr ähnliche Netto-Nitrifikationsraten festgestellt werden, so zeigten beispielsweise Schacht und Haidlasbach ähnlich geringe Netto-Nitrifikation, Farrenleite und Weidenbrunnen dagegen den gleichen Unterschied zwischen beiden Humushorizonten.

5.2 Vergleich der Brutto- und Netto-Umsatzraten im Fichtelgebirge

5.2.1 Mineralisation

Die Netto-Mineralisation war etwa um den Faktor 10 geringer als die Brutto-Mineralisation (Abb. 5.2-1). Dabei waren sowohl die Brutto- als auch die Netto-Umsatzraten im Of-Horizont deutlich höher als in der Oh-Lage. Gleichzeitig war die Variabilität der Umsatzraten im Of-Horizont wesentlich größer als im Oh. Grund dafür könnten die unterschiedlichen Zersetzungsgrade der Streu innerhalb eines Bestandes sein.

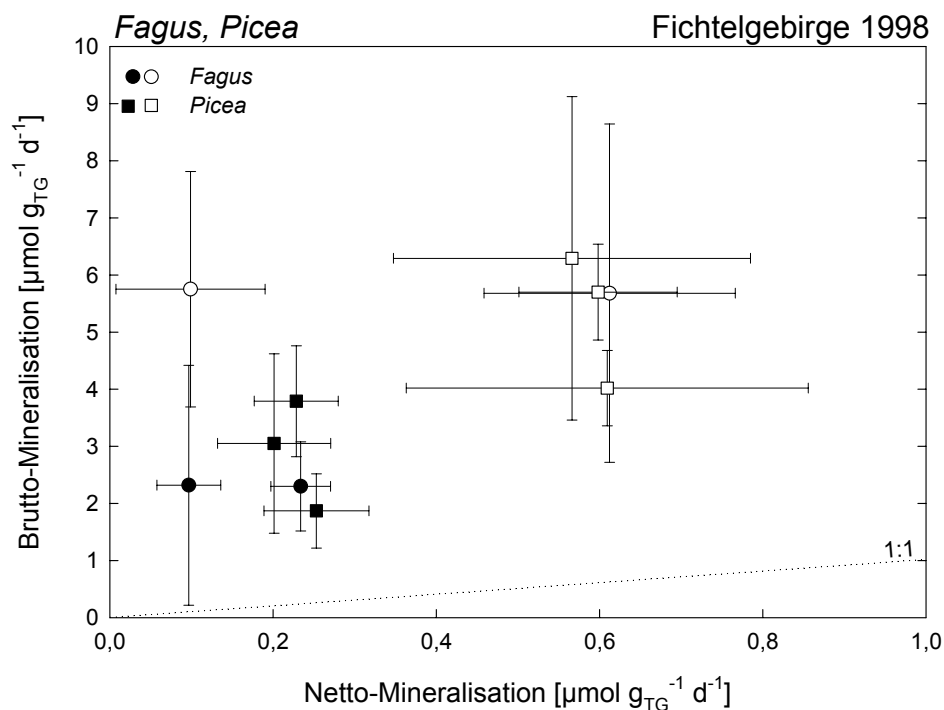


Abb. 5.2-1: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von der Netto-Mineralisation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Da die Brutto-Mineralisation die Brutto-Produktion von Ammonium beschreibt, während die Netto-Mineralisation die Differenz aus Brutto-Produktion und Brutto-Verbrauch von Ammonium einschließlich Nitrat umfaßt, wurde in Abb. 5.2-2 die Netto-Ammonifikation, also die Differenz aus Brutto-Produktion und Brutto-Verbrauch von Ammonium (bestimmt nach der Beutelinkubationsmethode, siehe Kap. 2.2), gegen eine berechnete Netto-Ammonifikation aufgetragen. Diese Berechnung erfolgte anhand der Brutto-Mineralisation und des Brutto-

Verbrauchs von Ammonium. Dazu wurden diese Umsatzraten über die beiden gemessenen Zeiträume Sommer und Herbst gemittelt und die Differenz zwischen Brutto-Produktion und Brutto-Verbrauch von Ammonium gebildet. Dieser Vergleich sollte überprüfen, ob man mit der Isotopen-Verdünnungsmethode mit der Beutel-Inkubation vergleichbare Ergebnisse erhält.

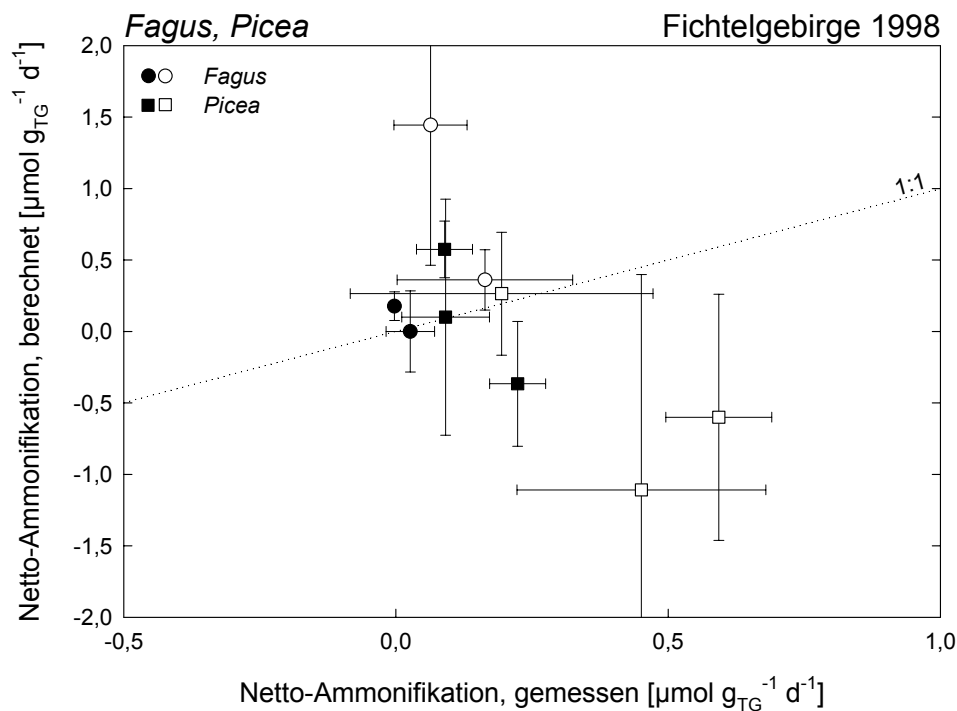


Abb. 5.2-2: Mit der Beutel-Inkubationsmethode gemessene Netto-Ammonifikation in Abhängigkeit von der aus den Brutto-Umsatzraten von Ammonium berechneten Netto-Ammonifikation in der Humusauflage von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Abb. 5.2-2 zeigt, daß dies in der Größenordnung richtig ist. Unterschiede, vor allem im Of, sind vermutlich darin begründet, daß die Berechnung nur eine Momentaufnahme, d. h. eine sehr kurzfristige Messung zugrunde legt, was ganz im Gegensatz zur Inkubation von 4-6 Wochen zur Bestimmung der Netto-Umsatzraten steht. Bemerkenswert ist das Auftreten sogar stark negativer berechneter Netto-Ammonifikationsraten, die zustande kommen, wenn der Ammonium-Verbrauch größer war als die Ammonium-Produktion. Die gemessene Netto-Ammonifikation war dagegen fast ausschließlich positiv, das bedeutet, daß im inkubierten Beutel die Nitrifikation oder die mikrobielle Aufnahme von Ammonium gehemmt sein könnte.

5.2.2 Nitrifikation

Die Netto-Nitrifikation unterschied sich in der Oh-Lage der Fichtenstandorte kaum von der Brutto-Nitrifikation (Abb. 5.2-3), die größte Zahl der Beobachtungen liegt auf der 1:1-Linie.

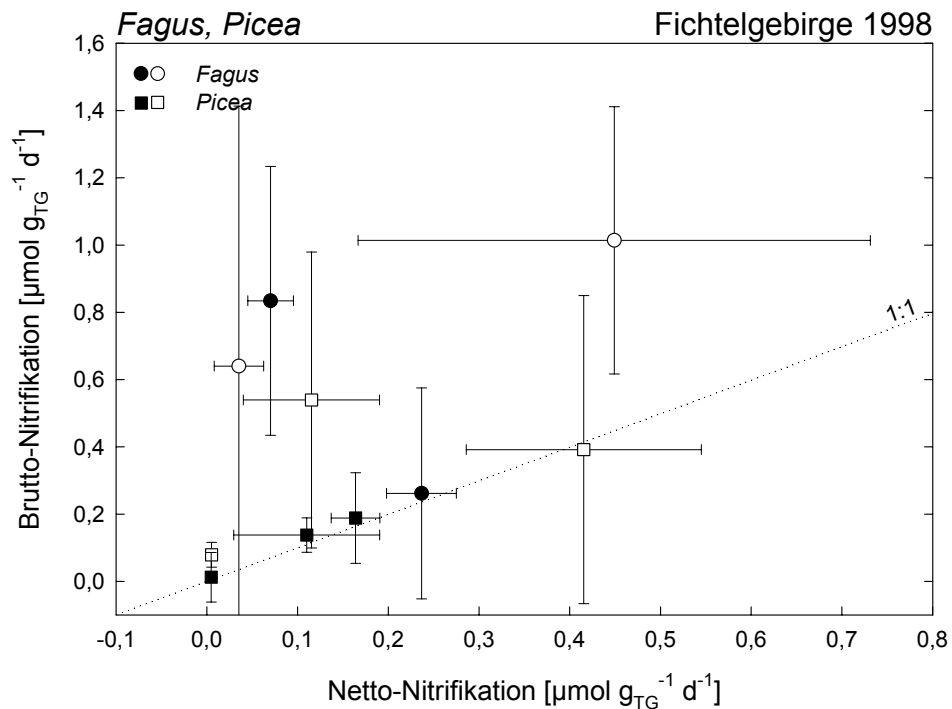


Abb. 5.2-3: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der Netto-Nitrifikation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Im Of-Horizont eines der Fichtenstandorte lag die Netto-Nitrifikation dem Nullpunkt sehr nahe, aus der Brutto-Rate ist jedoch ersichtlich, daß in diesem Standort dennoch Nitrat produziert wird. Für die Buchenstandorte sind Aussagen über das Verhältnis der Brutto- zu Netto-Nitrifikation aufgrund der großen Variabilität der Einzelwerte kaum möglich.

Für Abb. 5.2-4 wurde die Netto-Nitrifikation analog zu Abb. 5.2-2 berechnet und der gemessenen Netto-Nitrifikation gegenübergestellt. Auch hier traten durch die Art der Berechnung negative Nitrifikationsraten auf, die sich auf die Fichtenstandorte beschränkten.

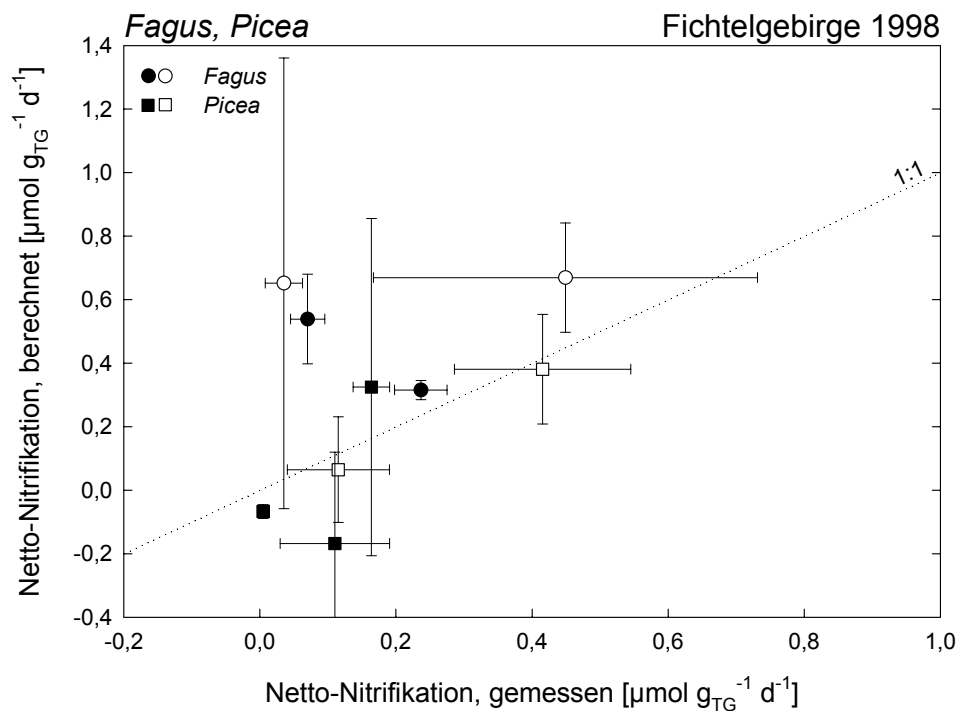


Abb. 5.2-4: Mit der Beutel-Inkubationsmethode gemessene Netto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der aus den Brutto-Umsatzraten von Nitrat berechneten Netto-Nitrifikation in der Humusauflage von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

5.2.3 Brutto- und Netto-Umsätze im Vergleich

Der Vergleich der Brutto- und Nettomineralisation zeigt, daß der bodeninterne Ammonium-Kreislauf auf einem viel höheren Niveau abläuft, als erkennbar wäre, wenn man nur die Nettomineralisation untersuchte. Für Brutto- und Nettonitrifikation dagegen ist dieser Unterschied weniger ausgeprägt. Wenn die Unterschiede zwischen Brutto- und Nettoumsätzen nur gering sind, deutet das auf einen geringen Nitratverbrauch in der Humusauflage der untersuchten Standorte hin. Dies konnte mit der Bestimmung des Brutto-NO₃-Verbrauchs auch teilweise gezeigt werden (vgl. Kap. 5.1.1.2). Eine Aussage über die Kopplung des N-Kreislaufs anhand der Bestimmung von Nettoumsätzen allein ist demnach nicht möglich.

5.3 Einflußfaktoren auf die N-Umsatzraten im Fichtelgebirge

Die Höhe der Brutto-Umsatzraten von Ammonium und Nitrat wird durch verschiedene physikalische und chemische Parameter beeinflusst. So spielt die Ammonium-Konzentration in der Rückkopplung auf die Mineralisation und als Substrat für Immobilisierung und Nitrifikation eine wichtige Rolle (MYROLD 1999). Ähnliches gilt für die Nitrat-Konzentration. Ein niedriger pH-Wert wird als nitrifikationshemmend angesehen (DE BOER & KOWALCHUK 2001). Der Bodenwassergehalt wirkt sowohl im sehr hohen als auch im sehr niedrigen Bereich hemmend auf Mineralisation und Nitrifikation, da die beteiligten Organismengruppen dadurch an Aktivität verlieren. Im folgenden sollen diese Zusammenhänge weiter untersucht werden.

Zur Charakterisierung der Standorte wurden neben den NH_4 - und NO_3 -Konzentrationen die pH-Werte in den Bodenextrakten und der Bodenwassergehalt der beiden Humus-Horizonte zu beiden Zeitpunkten der Probenahme (Tab. 5.3-1) bestimmt. Die NH_4 -Konzentrationen im Of-Horizont der verschiedenen Buchen- und Fichtenstandorte unterschieden sich weder im Sommer noch im Herbst voneinander ($p > 0.05$), dagegen konnten sowohl im Of- als auch im Oh-Horizont - z. T. signifikant - verschiedene NO_3 -Konzentrationen zwischen den Standorten festgestellt werden (z. B. Of, Herbst: $p = 0.016$). Die pH-Werte im Of schwankten zwischen 2.8 und 3.5 und waren im Sommer und Herbst sehr ähnlich, trotzdem unterschieden sich die Standorte signifikant voneinander ($p_{\text{Sommer}} = 0.020$, $p_{\text{Herbst}} = 0.051$). Dies galt ebenso für den Oh-Horizont (Spannbreite der Werte von 2.7 bis 3.3; $p_{\text{Sommer}} = 0.034$, $p_{\text{Herbst}} = 0.031$). Der Bodenwassergehalt der Buchen- und Fichtenstandorte lag zwischen 59 und 76 %, die Unterschiede zwischen den Standorten waren z. T. signifikant (z. B. Of, Herbst: $p = 0.005$, Oh, Herbst: $p = 0.001$).

Tab. 5.3-1: Ammonium- und Nitratkonzentrationen sowie pH-Werte in den KCl-Extrakten sowie der Bodenwassergehalt zum Zeitpunkt der Extraktion im Sommer und Herbst 1998 auf den untersuchten Buchen- und Fichtenstandorten im Fichtelgebirge. Angegeben sind jeweils Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$. Verschiedene Buchstaben innerhalb einer Zeile kennzeichnen signifikant verschiedene Ergebnisse (Varianzanalyse, $\alpha = 0.05$).

		HL _F	RP _F	WB _F	SCH _B	FRL _B
Sommer						
NH ₄ -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	3,43 \pm 1,57 ^a	5,38 \pm 2,75 ^a	4,37 \pm 2,45 ^a	2,27 \pm 1,69 ^a	2,94 \pm 1,17 ^a
	Oh	2,81 \pm 0,47 ^a	2,29 \pm 0,57 ^{ab}	1,07 \pm 0,25 ^c	1,36 \pm 0,65 ^{bc}	1,49 \pm 0,89 ^{bc}
NO ₃ -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	0,24 \pm 0,03 ^a	0,30 \pm 0,09 ^a	1,13 \pm 0,49 ^b	1,64 \pm 0,71 ^b	1,76 \pm 1,11 ^b
	Oh	0,22 \pm 0,01 ^a	0,26 \pm 0,10 ^{ab}	0,70 \pm 0,33 ^{bc}	1,00 \pm 0,22 ^c	1,10 \pm 0,46 ^c
pH-Wert	Of	2,83 \pm 0,10 ^a	3,04 \pm 0,18 ^{ab}	3,15 \pm 0,18 ^{ab}	3,11 \pm 0,26 ^{ab}	3,48 \pm 0,50 ^b
	Oh	2,70 \pm 0,13 ^a	3,06 \pm 0,19 ^{ab}	2,92 \pm 0,12 ^{ab}	3,02 \pm 0,31 ^{ab}	3,27 \pm 0,43 ^b
Bodenwassergehalt [%]	Of	71,9 \pm 2,1 ^a	73,4 \pm 3,7 ^a	70,4 \pm 1,0 ^a	73,8 \pm 3,5 ^a	75,7 \pm 3,7 ^a
	Oh	69,5 \pm 2,3 ^{ab}	72,3 \pm 4,8 ^b	62,1 \pm 4,7 ^a	67,8 \pm 6,5 ^{ab}	73,6 \pm 4,3 ^b
Herbst						
NH ₄ -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	3,85 \pm 1,93 ^a	2,13 \pm 1,98 ^a	2,32 \pm 0,43 ^a	2,80 \pm 1,16 ^a	2,84 \pm 0,70 ^a
	Oh	0,87 \pm 0,22 ^{ab}	1,51 \pm 0,52 ^b	0,98 \pm 0,53 ^{ab}	0,75 \pm 0,09 ^a	1,26 \pm 0,28 ^{ab}
NO ₃ -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	0,44 \pm 0,06 ^a	0,66 \pm 0,72 ^{ab}	1,96 \pm 0,75 ^b	1,02 \pm 0,67 ^{ab}	1,45 \pm 1,06 ^{ab}
	Oh	0,39 \pm 0,07 ^a	1,15 \pm 1,11 ^a	0,88 \pm 0,50 ^a	0,78 \pm 0,34 ^a	1,40 \pm 1,14 ^a
pH-Wert	Of	2,81 \pm 0,08 ^a	2,91 \pm 0,20 ^{ab}	3,03 \pm 0,16 ^{ab}	3,07 \pm 0,18 ^{ab}	3,31 \pm 0,46 ^b
	Oh	2,73 \pm 0,11 ^a	2,97 \pm 0,11 ^{ab}	2,88 \pm 0,13 ^{ab}	2,90 \pm 0,16 ^{ab}	3,25 \pm 0,47 ^b
Bodenwassergehalt [%]	Of	63,2 \pm 4,4 ^a	73,8 \pm 6,1 ^{ab}	65,2 \pm 7,1 ^{ab}	74,7 \pm 3,4 ^b	74,2 \pm 5,8 ^b
	Oh	59,0 \pm 3,8 ^a	74,2 \pm 6,2 ^b	60,6 \pm 7,7 ^{ac}	70,9 \pm 5,7 ^{bc}	72,7 \pm 5,3 ^b

Um weitere Kenntnisse über die Nährstoff-Zusammensetzung der Standorte als Einflußfaktoren auf die N-Umsatzraten zu erhalten, wurden in der organischen Bodensubstanz der Proben vom Herbst 1998 die C:N-Verhältnisse und für ausgewählte Elemente die Gesamt-Element-Konzentrationen bestimmt (Tab. 5.3-2). Die C:N-Verhältnisse des Of- und Oh-Horizonts waren im Fichtenstandort Haidlasbach signifikant höher als in den beiden Buchenstandorten (Of: $p = 0.01$; Oh: $p = 0.000$). Wegen der starken Streuung der Einzelwerte zeigten sich keine konsistenten Unterschiede der C- und N-Vorräte zwischen den Standorten hinsichtlich Horizont oder Baumart, obgleich die Standorte sich signifikant voneinander unterschieden ($p = 0.000$).

Tab. 5.3-2: C:N-Verhältnis, C- und N-Vorrat sowie die Elementkonzentrationen von Phosphor, Aluminium und basischen Kationen der organischen Festschubstanz des Of- und Oh-Horizontes im Herbst 1998 auf den untersuchten Buchen- und Fichtenstandorten im Fichtelgebirge. Angegeben sind jeweils Mittelwerte \pm Standardabweichung, $n = 5$. Verschiedene Buchstaben innerhalb einer Zeile kennzeichnen signifikant verschiedene Ergebnisse (Varianzanalyse, $\alpha = 0.05$).

		HL _F	RP _F	WB _F	SCH _B	FRL _B
C:N-Verhältnis	Of	22,06 \pm 0,98 ^a	20,98 \pm 1,11 ^{ab}	20,83 \pm 1,01 ^{ab}	19,96 \pm 0,99 ^b	19,53 \pm 1,07 ^b
	Oh	22,20 \pm 0,89 ^a	22,33 \pm 1,35 ^a	20,37 \pm 1,31 ^{ab}	19,57 \pm 1,30 ^{bc}	17,59 \pm 0,49 ^c
N-Vorrat [g N m ⁻²]	Of	78,72 \pm 9,10 ^a	80,28 \pm 7,75 ^a	45,86 \pm 8,42 ^b	53,01 \pm 7,65 ^b	41,46 \pm 1,58 ^b
	Oh	82,22 \pm 9,29 ^a	157,62 \pm 24,70 ^b	146,08 \pm 27,65 ^b	84,89 \pm 13,46 ^a	120,03 \pm 6,47 ^b
C-Vorrat [kg C m ⁻²]	Of	1,74 \pm 0,06 ^a	1,68 \pm 0,14 ^a	0,95 \pm 0,16 ^{bc}	1,06 \pm 0,17 ^b	0,81 \pm 0,04 ^c
	Oh	1,83 \pm 0,22 ^a	3,50 \pm 0,47 ^b	2,99 \pm 0,68 ^b	1,67 \pm 0,35 ^a	2,11 \pm 0,11 ^a
P-Konzentration [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of	35,51 \pm 3,35 ^a	38,55 \pm 8,08 ^a	37,30 \pm 4,74 ^a	43,84 \pm 7,51 ^a	48,11 \pm 11,05 ^a
	Oh	32,85 \pm 3,13 ^a	55,92 \pm 18,73 ^b	31,00 \pm 3,99 ^a	32,20 \pm 6,71 ^a	44,66 \pm 3,00 ^{ab}
Al-Konzentration [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of	224,7 \pm 66,8 ^a	265,3 \pm 106,0 ^a	461,9 \pm 134,9 ^b	303,2 \pm 243,6 ^a	182,4 \pm 43,3 ^a
	Oh	567,1 \pm 164,8 ^a	481,1 \pm 73,4 ^b	690,1 \pm 155,0 ^a	556,8 \pm 250,5 ^a	346,2 \pm 24,7 ^b
Konz. (Ca+K+Mg+Na) [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of	191,2 \pm 64,2 ^{ab}	116,0 \pm 30,7 ^a	229,0 \pm 55,1 ^b	284,3 \pm 115,9 ^b	326,1 \pm 148,6 ^b
	Oh	243,2 \pm 88,8 ^a	102,6 \pm 41,4 ^b	245,5 \pm 59,9 ^a	302,3 \pm 118,6 ^a	460,9 \pm 174,6 ^a

Die Phosphor- und Aluminium-Konzentrationen zeigten eine große Streuung der Einzelwerte pro Horizont und Standort. Im Mittel waren die Phosphor-Konzentrationen der Standorte im Of-Horizont annähernd gleich, im Oh-Horizont wies der Standort Rainungsplatz signifikant höhere P-Konzentrationen auf als die übrigen Fichtenstandorte. Für die Konzentrationen basischer Kationen in beiden Humushorizonten ergaben sich nur zwischen den beiden Buchenstandorten und dem Fichtenstandort Rainungsplatz signifikante Unterschiede.

5.3.1 Brutto-Mineralisation

Stellt man die Ammonium-Konzentration in Abhängigkeit von der Brutto-Mineralisation dar (Abb. 5.3-1), so läßt sich ein positiver linearer Zusammenhang erkennen, der Ammonium als dem Produkt der Mineralisation Rechnung trägt.

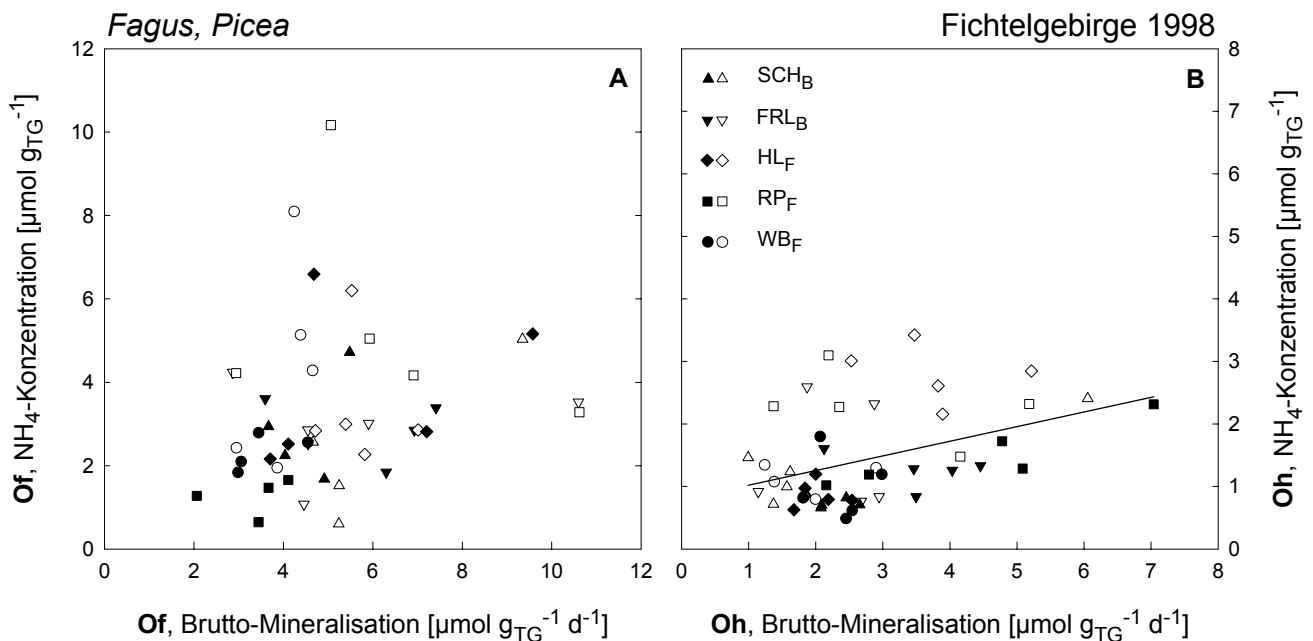


Abb. 5.3-1: NH_4 -Konzentration in den Bodenextrakten der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) in Abhängigkeit von der Brutto-Mineralisation der untersuchten Buchen- und Fichten-Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen Daten vom Sommer, die geschlossenen Symbole vom Herbst 1998. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Diese Beziehung war im Oh-Horizont ($r^2 = 0.165$, $p = 0.003$) aufgrund der geringeren Streuung der Einzelwerte stärker ausgeprägt als im Of-Horizont. Ein ähnlicher Zusammenhang zeigte sich zwischen Ammonium-Konzentration und Brutto- NH_4 -Verbrauch (Daten hier nicht gezeigt).

Der Bodenwassergehalt scheint in dem im Freiland zu beobachtenden Bereich nur einen geringen Einfluß auf die Regulation der Brutto-Mineralisation zu haben (Abb. 5.3-2). Im Of-Horizont war kein signifikanter Zusammenhang zwischen beiden Größen erkennbar, in der Oh-Lage ließ sich dagegen eine – allerdings nur schwach – signifikante Beziehung herstellen ($r^2 = 0.080$, $p = 0.046$). Ein Unterschied zwischen den Baumarten oder ein saisonaler Trend war jedoch nicht ersichtlich.

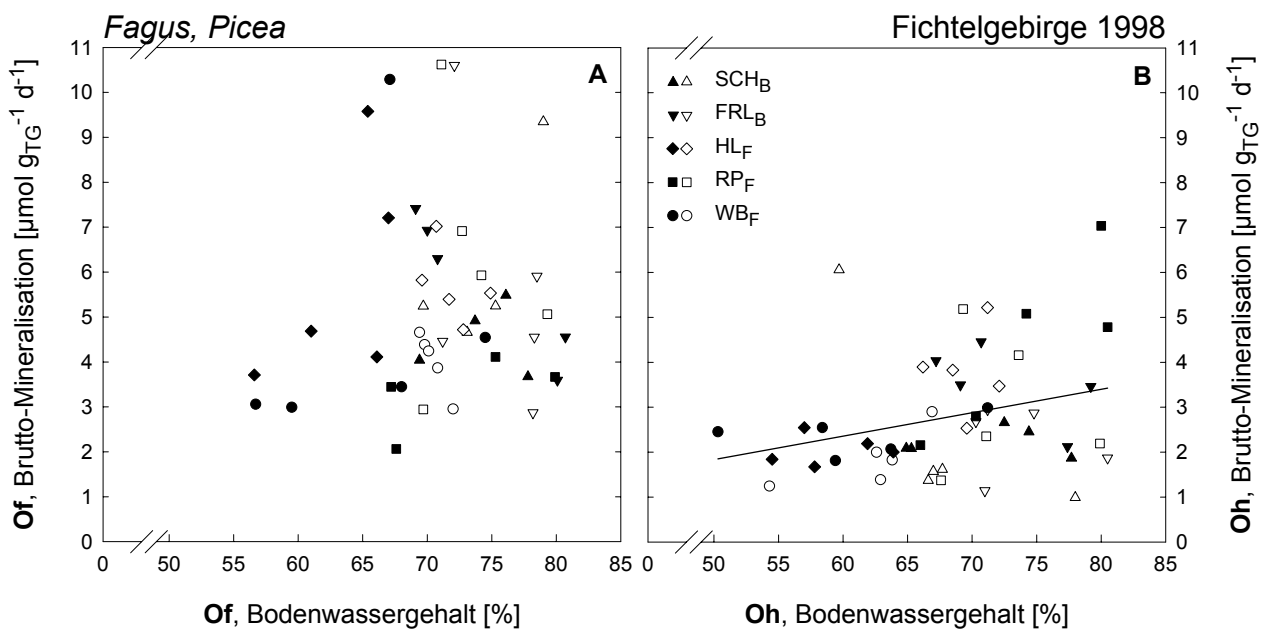


Abb. 5.3-2: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt in der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) der untersuchten Buchen- und Fichtenstandorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen Daten vom Sommer, die geschlossenen Symbole vom Herbst 1998. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Betrachtet man die N-Vorräte, so zeigt sich, daß im Gegensatz zu den C:N-Verhältnissen, wo nur ein geringer Unterschied zwischen Of- und Oh-Lage bestand, die N-Vorräte im Oh-Horizont fast doppelt so hoch waren wie im Of (Abb. 5.3-3). Ursache hierfür waren die größeren Lagerungsdichten im Oh. Die Ausnahme war der Standort Haidlasbach, hier war der N-Vorrat im Of-Horizont etwa gleich dem des Oh-Horizonts. Die Lagerungsdichten beider Horizonte unterschieden kaum voneinander (Oh 1.3mal höher als Of), im Gegensatz zu den übrigen Standorten (Oh 2-4fach erhöht gegenüber Of).

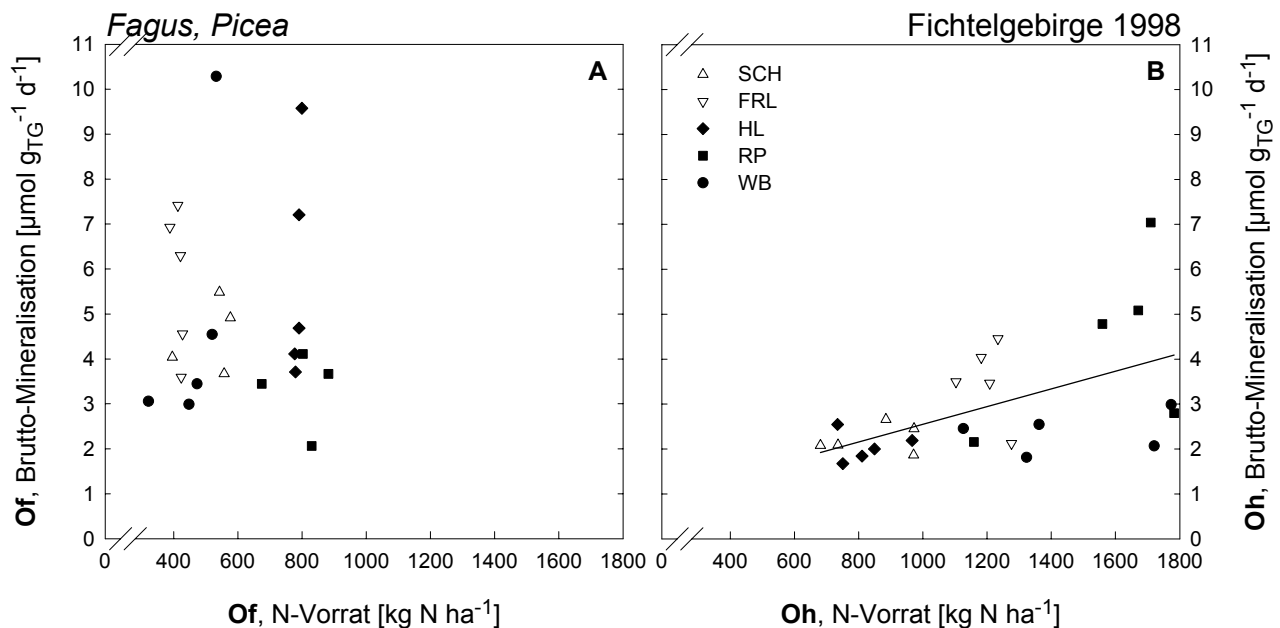


Abb. 5.3-3: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit vom N-Vorrat der organischen Bodensubstanz im Of-Horizont (A) und Oh-Horizont (B) der untersuchten Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die beiden Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Im Oh-Horizont stiegen die Mineralisationsraten mit zunehmendem N-Vorrat, unabhängig von der Baumart ($r^2 = 0.296$, $p = 0.005$). Im Of-Horizont gab es hinsichtlich des N-Vorrats zwei Gruppen von Standorten– einerseits die beiden Buchenstandorte und der Fichtenstandort Weidenbrunnen mit Vorräten zwischen etwa 400 und 600 kg N ha^{-1} und andererseits die beiden Fichtenstandorte Haidlasbach und Rainungsplatz mit etwa 800 kg N ha^{-1} . Unterschiede in den Mineralisationsraten dieser Gruppen waren jedoch nicht erkennbar, die Variabilität war zu groß. Für die Kohlenstoff-Vorräte ergaben sich die gleichen Beziehungen wie für die N-Vorräte, daher werden diese Daten hier nicht gezeigt.

Phosphor (P) ist nach Kohlenstoff und Stickstoff das Makronährelement, das in den größten Mengen für das Wachstum von Mikroorganismen und Pflanzen, beispielsweise zur Synthese von Biomolekülen wie DNA, Phospholipiden und ATP, benötigt wird. Wirkt P limitierend auf mikrobielles Wachstum, wird auch die N-Mineralisation negativ beeinflusst.

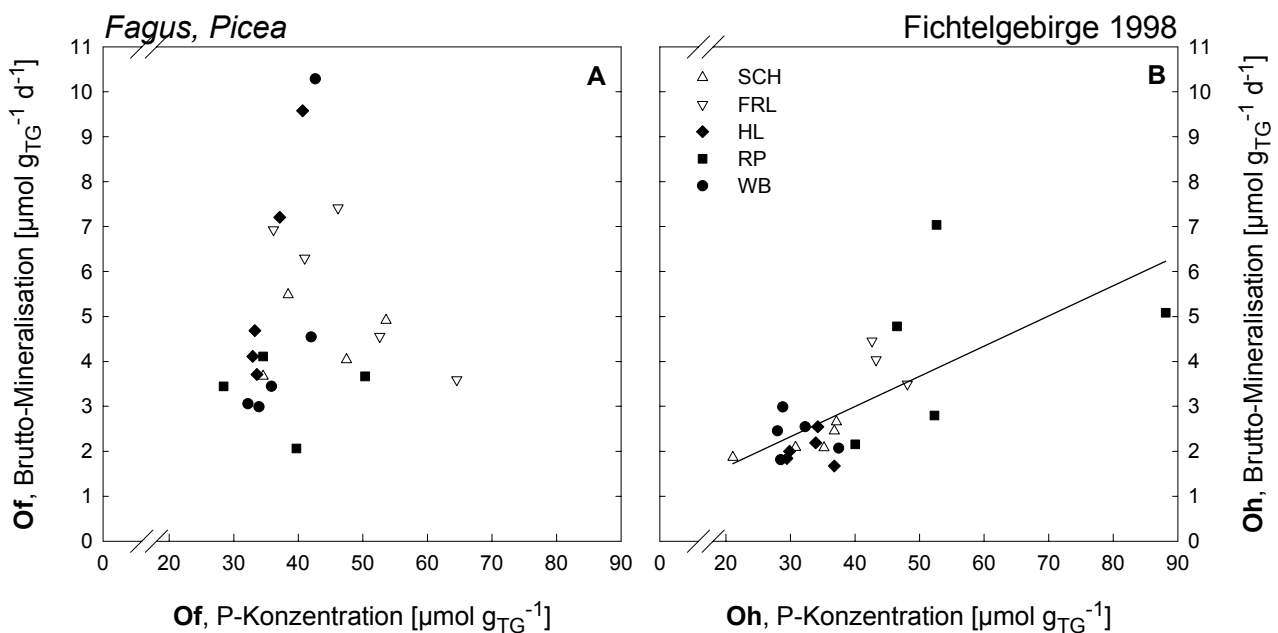


Abb. 5.3-4: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von der Gesamt-Phosphor-Konzentration in der organischen Bodensubstanz der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) der untersuchten Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

In der Of-Lage war die P-Konzentration in der organischen Substanz der Buchenstandorte etwas höher als die der Fichtenstandorte, es gab jedoch keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen P-Konzentration und der Brutto-Mineralisation (Abb. 5.3-4). Im Oh-Horizont stieg die Brutto-Mineralisation mit der zunehmender P-Konzentration an ($r^2 = 0.460$, $p = 0.000$), ein Unterschied zwischen den Baumarten war jedoch nicht erkennbar.

Eine Limitierung der Nährstoffe Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium, die auch unter dem Begriff "basische Kationen" zusammengefaßt werden, könnten die Brutto-Mineralisation negativ beeinflussen. Abb. 5.3-5 zeigt, daß die Verfügbarkeit dieser Nährstoffe in der Steuerung der Mineralisation eine Rolle zu spielen scheint.

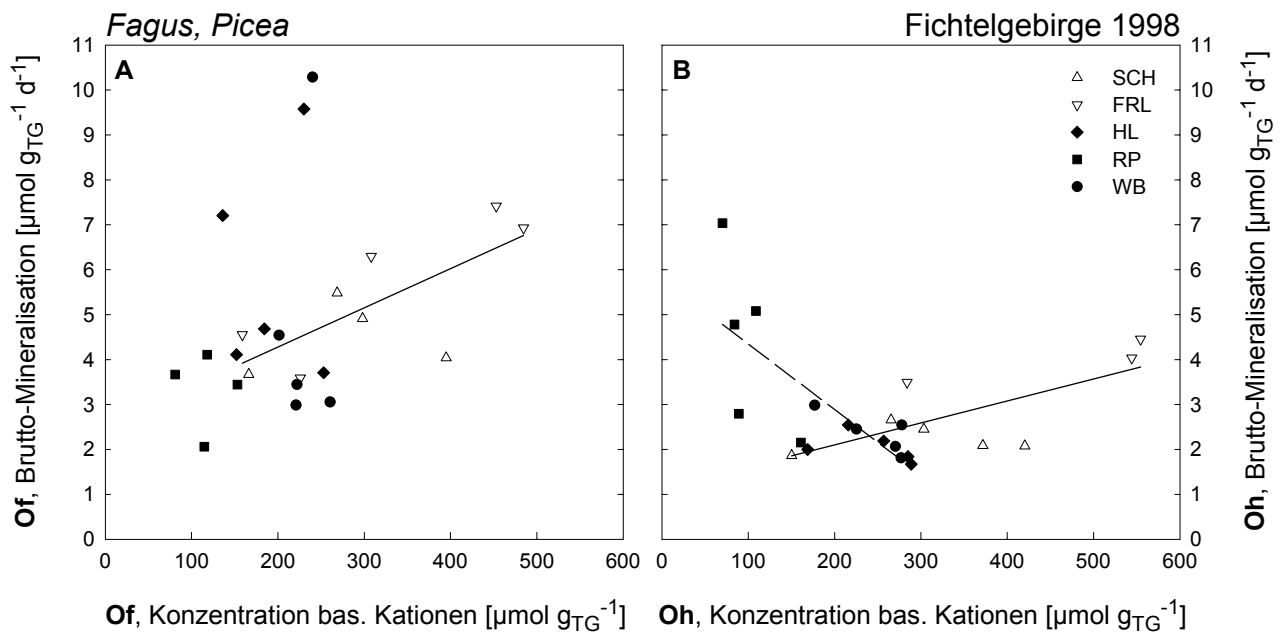


Abb. 5.3-5: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von Konzentration basischer Kationen (Ca+K+Mg+Na) in der organischen Bodensubstanz der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) der untersuchten Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Die durchgezogene Linie zeigt in Abb. A die Regression über alle Standorte, in Abb. B die Regression über die Buchenstandorte, die gestrichelte Linie zeigt die Regression für die Fichtenstandorte. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Im Of-Horizont steht die Brutto-Mineralisation mit der Konzentration basischer Kationen in Beziehung ($r^2 = 0.405$), dabei weisen die Fichtenstandorte eine etwas geringere Kationenversorgung auf als die Buchenstandorte, aufgrund der Streuung der Einzelwerte sind signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten nicht nachzuweisen. In der Oh-Lage dagegen zeigt sich ein überraschender Befund: Während bei den Buchen die Brutto-Mineralisation mit steigender Nährstoffkonzentration steigt ($r^2 = 0.490$), sinkt sie bei den Fichten mit zunehmender Konzentration an basischen Kationen ($r^2 = 0.594$). Diese Beziehung wird vor allem durch den Standort Rainungsplatz geprägt, an dem trotz deutlich erniedrigter Nährstoffkonzentration im Vergleich zu den übrigen Standorten die höchste Brutto-Mineralisation gemessen wurde. Eine

Limitierung der Brutto-Mineralisation durch eine geringe Kationenversorgung scheint an diesem Standort nicht gegeben zu sein.

5.3.2 Brutto-Nitrifikation

Ein Zusammenhang zwischen der Nitratkonzentration in den Bodenextrakten und der Brutto-Nitrifikation wird erwartet. Diese positive lineare Beziehung konnte in der vorliegenden Arbeit für beide Humushorizonte (Of: $r^2 = 0.238$, $p = 0.000$; Oh: $r^2 = 0.311$, $p = 0.000$) gezeigt werden (Abb. 5.3-6).

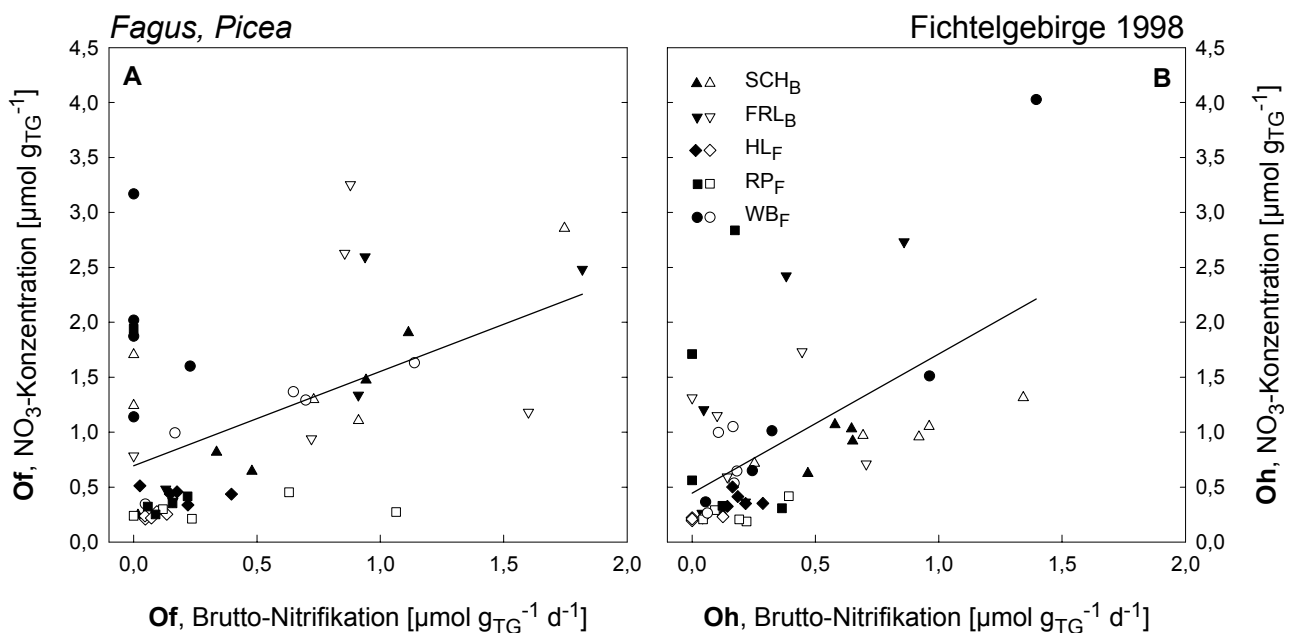


Abb. 5.3-6: NO_3 -Konzentration in den Bodenextrakten der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) in Abhängigkeit von der Brutto-Nitrifikation der untersuchten Buchen- und Fichten-Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen Daten vom Sommer, die geschlossenen Symbole vom Herbst 1998. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Für die statistischen Tests wurden auftretende negative Nitrifikationsraten vernachlässigt (vgl. auch Abb. 5.1-4 und 5.1-5). Würde man sie in die Regression miteinbeziehen, wäre der Zusammenhang zwischen Nitratkonzentration und Bruttonitrifikation in beiden Humushorizonten nach wie vor gegeben, er wäre jedoch schwächer.

Der Bodenwassergehalt in den Humusauflagen der Fichtelgebirgsstandorte schien die Brutto-Nitrifikation nur teilweise zu beeinflussen (Abb. 5.3-7). So waren weder im Of- noch im Oh-Horizont, weder im Sommer noch im Herbst eindeutige Zusammenhänge zwischen Wassergehalt und Brutto-Nitrifikationsraten zu erkennen. Allerdings scheint die Brutto-Nitrifikation in der vorliegenden Untersuchung durch Wassergehalte von unter 60 % gehemmt zu werden.

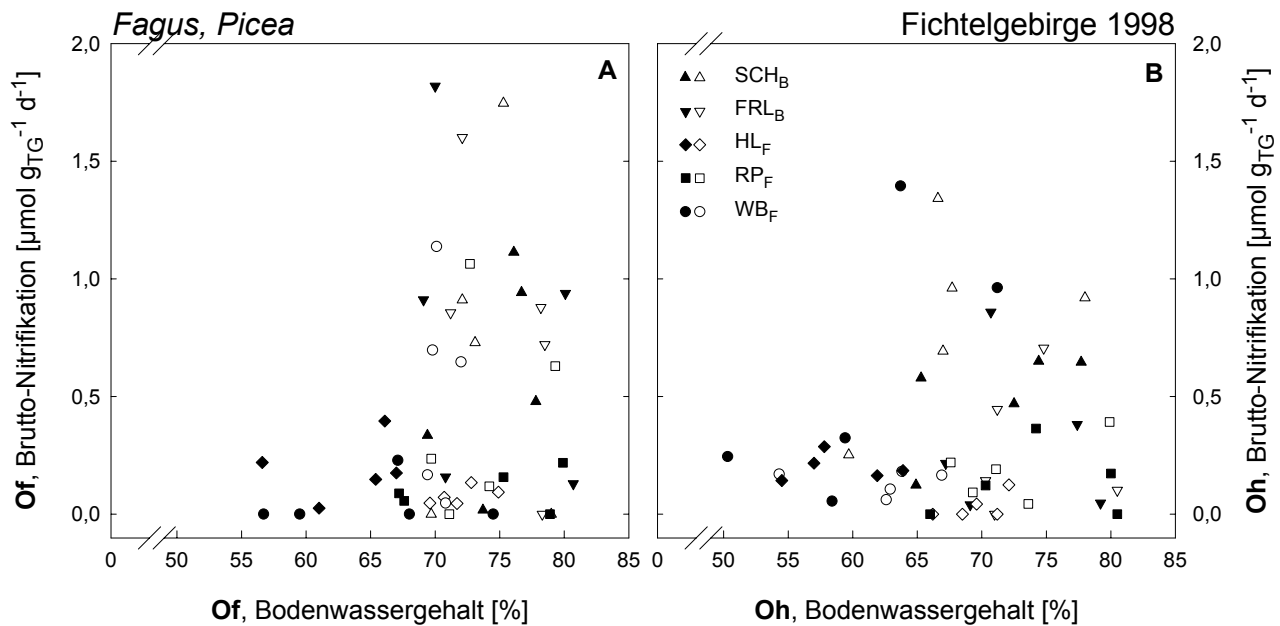


Abb. 5.3-7: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt in der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) der untersuchten Buchen- und Fichtenstandorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen Daten vom Sommer, die geschlossenen Symbole vom Herbst 1998. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

FRANK (1996) fand an einem sauren Standort im Fichtelgebirge eine signifikante negative Korrelation zwischen Netto-Nitrifikation und dem gravimetrischen Wassergehalt, auf einem gekalkten Vergleichsstandort war die Korrelation signifikant positiv. Die Nitrifikationsaktivität scheint in saurem Substrat durch einen hohen Wassergehalt beeinträchtigt zu werden. Dieser Befund konnte durch die vorliegenden Ergebnisse nicht bestätigt werden.

Die untersuchten Humusauflagen waren sowohl im Of- als auch im Oh-Horizont mit pH_{KCl} -Werten zwischen 2.7 und 3.5 als stark sauer einzustufen. Trotz dieser Bedingungen fand eine Brutto-Nitrifikation statt. Im Of-Horizont ließ sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem pH-Wert und der Nitrifikationsaktivität zeigen (Abb. 5.3-8; $r^2 = 0.269$, $p = 0.000$), d. h. geringsten Brutto-Nitrifikationsraten wurden bei den niedrigsten pH-Werten beobachtet. Im Oh-Horizont ist aufgrund der größeren Streuung der Einzelwerte lediglich eine solche Tendenz erkennbar.

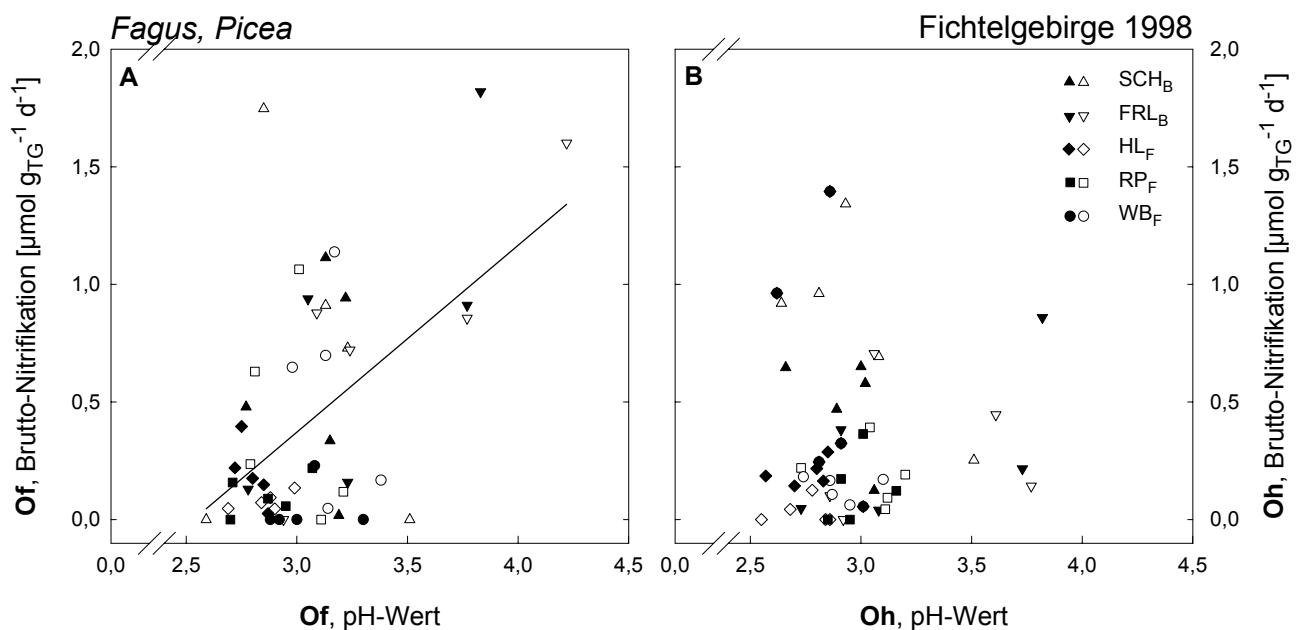


Abb. 5.3-8: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit vom pH-Wert in den Bodenextrakten der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) der Buchen- und Fichtenstandorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen Daten vom Sommer, die geschlossenen Symbole vom Herbst 1998. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Die Höhe der Brutto-Nitrifikationsraten ist unabhängig von der Gesamt-Phosphor-Konzentration in den Humusauflagen der Fichtelgebirgsstandorte (Abb. 5.3-9). Die Buchenstandorte wiesen im Of-Horizont etwas höhere P-Konzentrationen sowie höhere Brutto-Nitrifikationsraten auf als die Fichtenstandorte. Möglicherweise wirkt die Phosphorkonzentration auf den untersuchten Standorten auf die Brutto-Nitrifikation nicht limitierend.

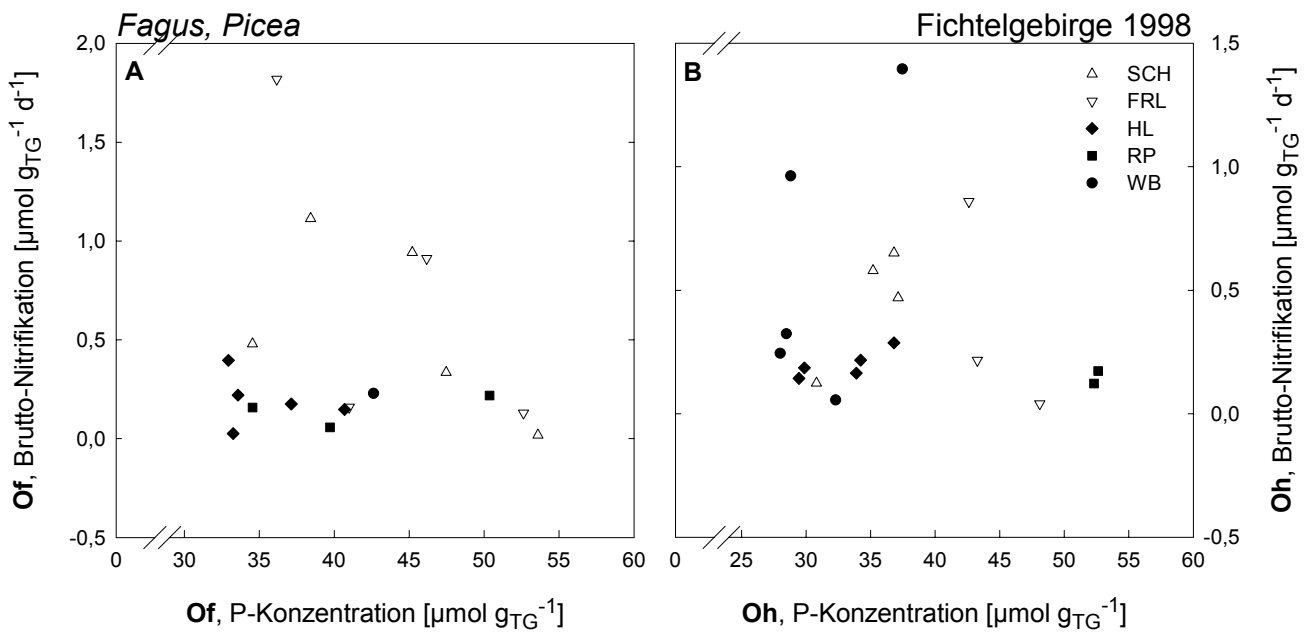


Abb. 5.3-9: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der Gesamt-Phosphor-Konzentration in der organischen Bodensubstanz der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) der untersuchten Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Die Verfügbarkeit der "basischen Kationen" Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium schien die Brutto-Nitrifikationsraten zu aktivieren (Abb. 5.3-10). Dies konnte jedoch nur für den Of-Horizont als signifikanter Zusammenhang gezeigt werden ($r^2 = 0.405$, $p = 0.001$), da die Variabilität der Einzelwerte sehr groß war. Im Of- und im Oh-Horizont war die Konzentration basischer Kationen in den Buchenstandorten höher als in den Fichtenstandorten. Am niedrigsten waren die Konzentrationen im Standort Rainungsplatz.

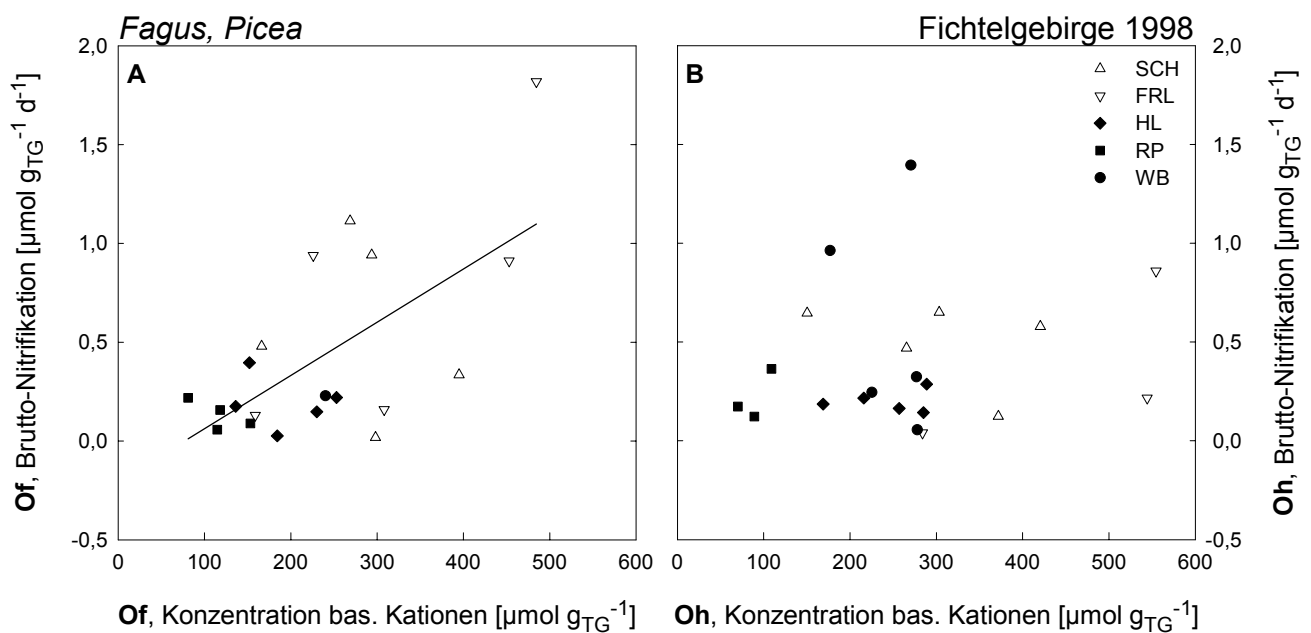


Abb. 5.3-10: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der Konzentration basischer Kationen (Ca+K+Mg+Na) in der organischen Bodensubstanz der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) der untersuchten Standorte im Fichtelgebirge (NO-Bayern). Offene Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

5.3.3 Einflüsse auf Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation

Die erwarteten Beziehungen zwischen Brutto-Produktion bzw. Brutto-Verbrauch von Ammonium und Nitrat und den jeweiligen Produkt- bzw. Substratkonzentrationen dieser Prozesse traten in der Humusaufgabe der Fichtelgebirgsstandorte auf. Die Untersuchung einiger postulierter Einflußgrößen auf Mineralisation und Nitrifikation zeigte eine verschiedenartige Wirkung auf die Prozesse, auf die Humushorizonte und zum Teil auch auf die beiden Baumarten.

Auffällig ist, daß im Of-Horizont keine Korrelationen zwischen den Parametern Wassergehalt, N-Vorrat bzw. Phosphor-Konzentration und der Brutto-Mineralisation bzw. -Nitrifikation beobachtet wurden. In diesem Humushorizont konnte nur die pH-Abhängigkeit der Nitrifikation gezeigt werden. Außerdem scheint eine gute Kationenversorgung sowohl die Brutto-Mineralisation als auch die Brutto-Nitrifikation im Of positiv zu beeinflussen. Im Oh-Horizont dagegen ließ sich keine Wirkung der Kationenversorgung auf die Brutto-Nitrifikation feststellen, wohl aber auf die Brutto-Mineralisation. So nahm die Brutto-Mineralisation bei den Buchenstandorten mit steigender Kationenkonzentration zu, bei den Fichten nahm sie ab. Weiterhin ließ sich im Oh-Horizont eine Abhängigkeit der Mineralisation vom Wassergehalt feststellen, die Nitrifikationsrate ist jedoch unabhängig vom Wassergehalt des Oh-Horizonts.

Für keinen der untersuchten Parameter ließen sich Parallelen zwischen Of- und Oh-Horizont bezüglich der Wirkung auf Brutto-Mineralisation und -Nitrifikation beobachten. Diese Prozesse scheinen in beiden Humushorizonten unterschiedlichen Regulationsmechanismen zu unterliegen.

5.4 Quantifizierung der N-Umsatzraten entlang des europäischen Transekts

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden Buchen- und Fichtenwälder entlang eines Nord-Süd-Transektes durch Europa untersucht. Bei diesem Transekt handelt es sich um einen geographischen und klimatologischen Gradienten von Versuchsstandorten, die sich von Nordschweden bis nach Mittelitalien erstrecken.

5.4.1 Brutto-Umsatzraten

5.4.1.1 Brutto-Mineralisation und Brutto-NH₄-Verbrauch

Buche:

Die Brutto-Umsatzraten von Ammonium waren in den Of-Horizonten der Buchenstandorte des Europa-Transekts konsistent höher als in den Oh-Horizonten (Abb. 5.4-1; $p < 0.011$). Anhand einer Varianzanalyse wurde untersucht, ob sich die Standorte innerhalb einer Jahreszeit voneinander unterscheiden. Die Ergebnisse dieser Analyse sind in Abb. 5.4-1 durch die verschiedene Buchstabensignatur innerhalb einer Saison erkennbar.

Im Of-Horizont trat im Sommer ein kontinentaler Gradient der Brutto-Mineralisation auf, wobei die Raten auf dem nördlichsten Standort am höchsten waren. Dieser Gradient war in einer anderen Brutto-Umsatzrate von Ammonium im Oh-Horizont oder im Herbst nicht wiederzufinden. Die Umsatzraten unterschieden sich kaum zwischen den beiden Probenahmezeitpunkten auf den gleichen Standorten. Auch ein Vergleich der Sommer- mit den Herbst-Umsatzraten aller Buchenstandorte lieferte weder im Of- noch im Oh-Horizont signifikante Unterschiede ($p > 0.05$).

Die Brutto-Mineralisation und der Brutto-NH₄-Verbrauch waren bei fast allen Standorten sehr ähnlich. Lediglich der französische Standort Aubure bildete eine Ausnahme. Hier war auffällig, daß der Brutto-NH₄-Verbrauch deutlich größer war als die Brutto-Mineralisation, d. h. die Ammonium-Nachlieferung limitierte den Verbrauch.

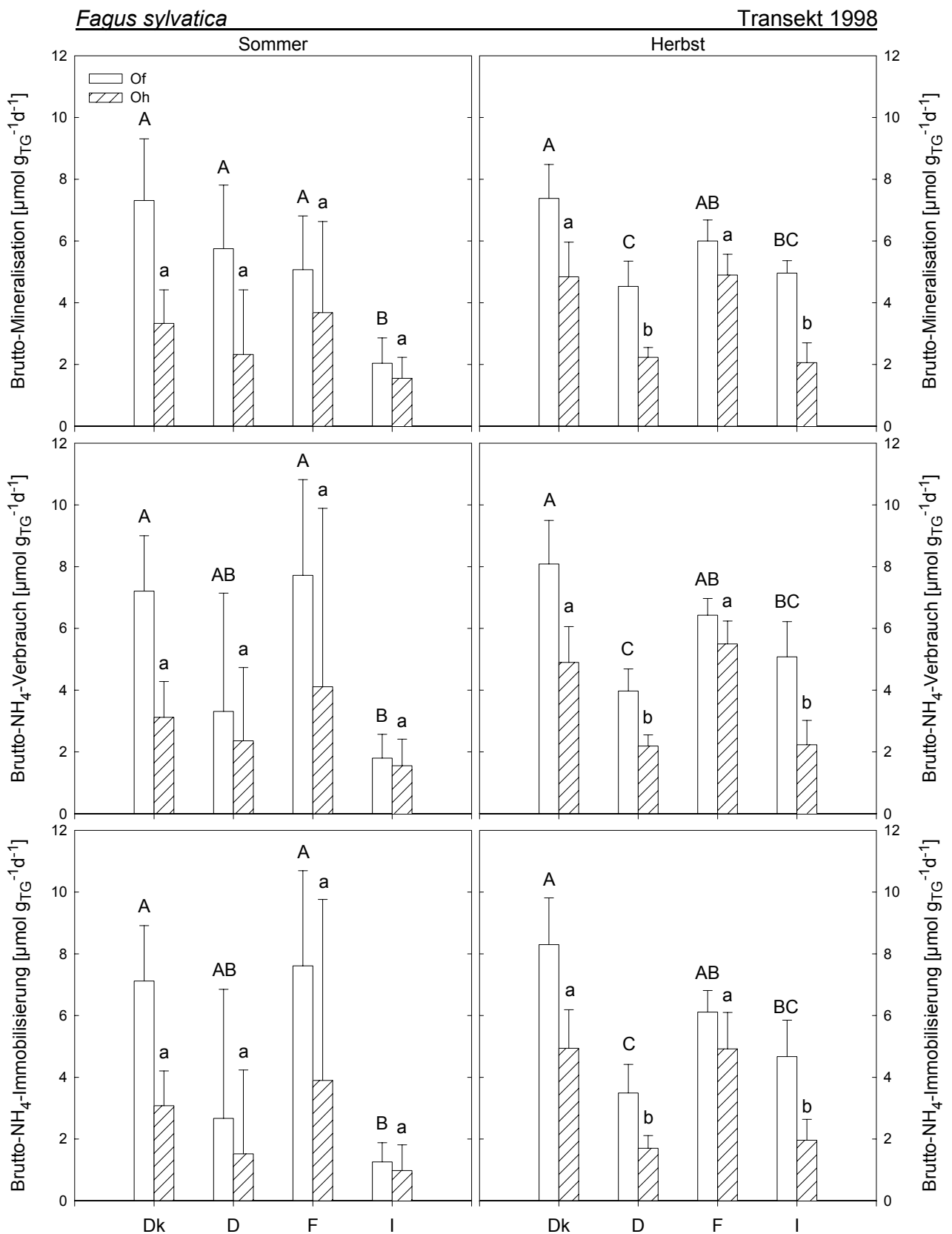


Abb. 5.4-1: Brutto-Mineralisation, Brutto- NH_4 -Verbrauch und Brutto- NH_4 -Immobilisierung in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*-Wäldern des CANIF-Europa-Transekt im Sommer und Herbst 1998. Die Daten wurden vor einer für beide Horizonte und Zeitpunkte getrennten Varianzanalyse logarithmustransformiert ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Fichte:

Im Gegensatz zu den Buchenstandorten gab es bei den Fichtenstandorten keinen Gradienten in den Brutto-Umsatzraten von Ammonium entlang des Transekts (Abb. 5.4-2). Die höchsten Brutto-Umsatzraten wurden jeweils in Italien gemessen und lagen hier im Sommer etwa eine Größenordnung höher als auf den übrigen Fichtenstandorten des Transekts. Die Brutto-Umsatzraten der übrigen Standorte lagen auf vergleichbarem Niveau. Generell entsprachen die Umsatzraten im Sommer etwa denen im Herbst. Lediglich in Italien ergaben die Umsatzraten im Oh-Horizont im Herbst nur ein Viertel der Sommer-Umsatzraten.

Die Brutto-Mineralisation auf dem nordschwedischen Standort Åheden war im Of, besonders aber im Oh-Horizont höher als der Brutto-NH₄-Verbrauch, das produzierte Ammonium wurde demnach nicht oder nicht sofort genutzt. Bei den übrigen Standorten waren Brutto-Mineralisation und Brutto-NH₄-Verbrauch wenig unterschiedlich.

Mit Ausnahme des italienischen Fichtenstandorts Monte di Mezzo (Aufforstung von Ackerland) trat wiederum ein signifikanter Unterschied in den Bruttoumsatzraten zwischen den beiden Humushorizonten auf ($p < 0.005$ ohne MdM). Ein signifikanter Unterschied zwischen den Brutto-Umsatzraten aller Fichtenstandorte im Sommer im Vergleich zum Herbst konnte nicht festgestellt werden ($p > 0.05$).

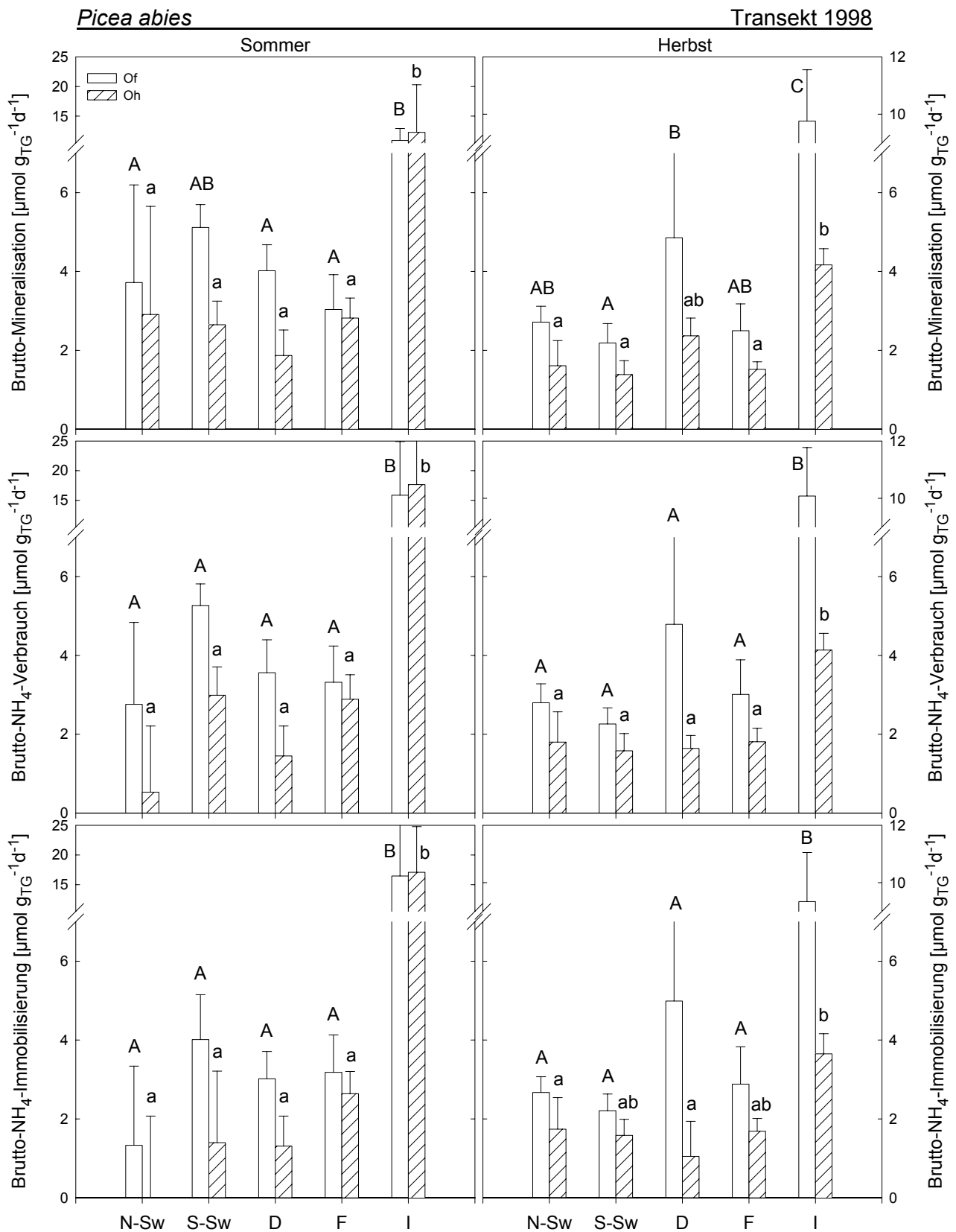


Abb. 5.4-2: Brutto-Mineralisation, Brutto- NH_4 -Verbrauch und Brutto- NH_4 -Immobilisierung in der Humusaufgabe von *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transekts im Sommer und Herbst 1998. Die Daten wurden logarithmustransformiert und eine Varianzanalyse für beide Horizonte und Zeitpunkte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

In den meisten Fällen war die Brutto-Mineralisation dem Brutto-NH₄-Verbrauch sehr ähnlich (Abb. 5.4-3; Korrelation der Einzelwerte: Of: $r = 0.866$, $p = 0.000$; Oh: $r = 0.981$, $p = 0.000$). Frisch mineralisiertes Ammonium wurde demnach sofort weiter umgesetzt, d. h. nitrifiziert oder immobilisiert. Ist die Brutto-Mineralisation höher als der Brutto-NH₄-Verbrauch, so entsteht ein Überschuß an Ammonium, was beispielsweise im Sommer im Oh-Horizont des nordschwedischen Åheden auftrat. Hier könnte eine zeitliche Entkopplung zwischen Ammonium-Produktion und –Verbrauch stattgefunden haben. Möglicherweise könnte die Ammonium-Nutzung auch gehemmt sein.

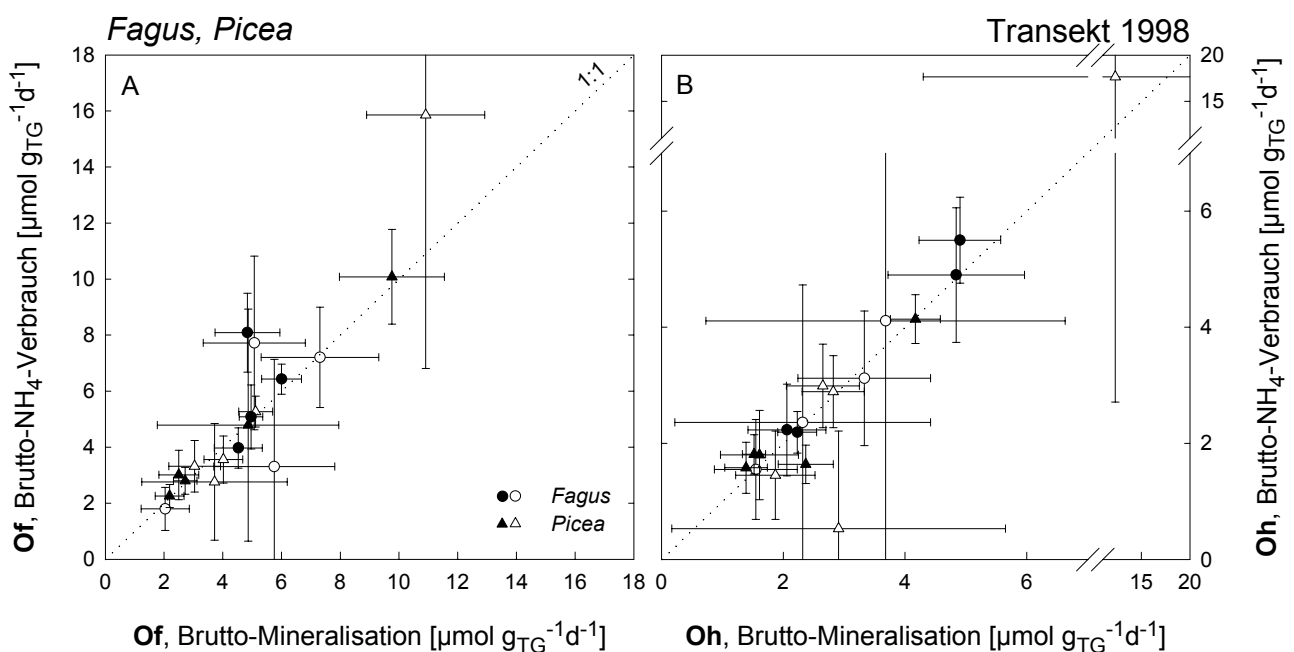


Abb. 5.4-3: Brutto-NH₄-Verbrauch in Abhängigkeit von der Brutto-Mineralisation in der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transektiv im Sommer (offene Symbole) und Herbst (geschlossene Symbole) 1998. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Der umgekehrte Fall – ein höherer Brutto-NH₄-Verbrauch als die Brutto-Mineralisation – trat im Of-Horizont des italienischen Fichtenstandorts Monte di Mezzo wiederum im Sommer auf. Die Ammonium-Produktion konnte den Bedarf der Mikroorganismen an Ammonium nicht decken, es entstand eine Ammonium-Limitierung.

5.4.1.2 Brutto-Nitrifikation und Brutto-NO₃-VerbrauchBuche:

Nur ein kleiner Teil des produzierten Ammoniums wurde nitrifiziert, die Brutto-Nitrifikation war mit Raten zwischen 0.83 und 0.04 $\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ (Abb. 5.4-4) im Vergleich zur Brutto-Mineralisation oder zum Brutto-NH₄-Verbrauch etwa eine Größenordnung geringer.

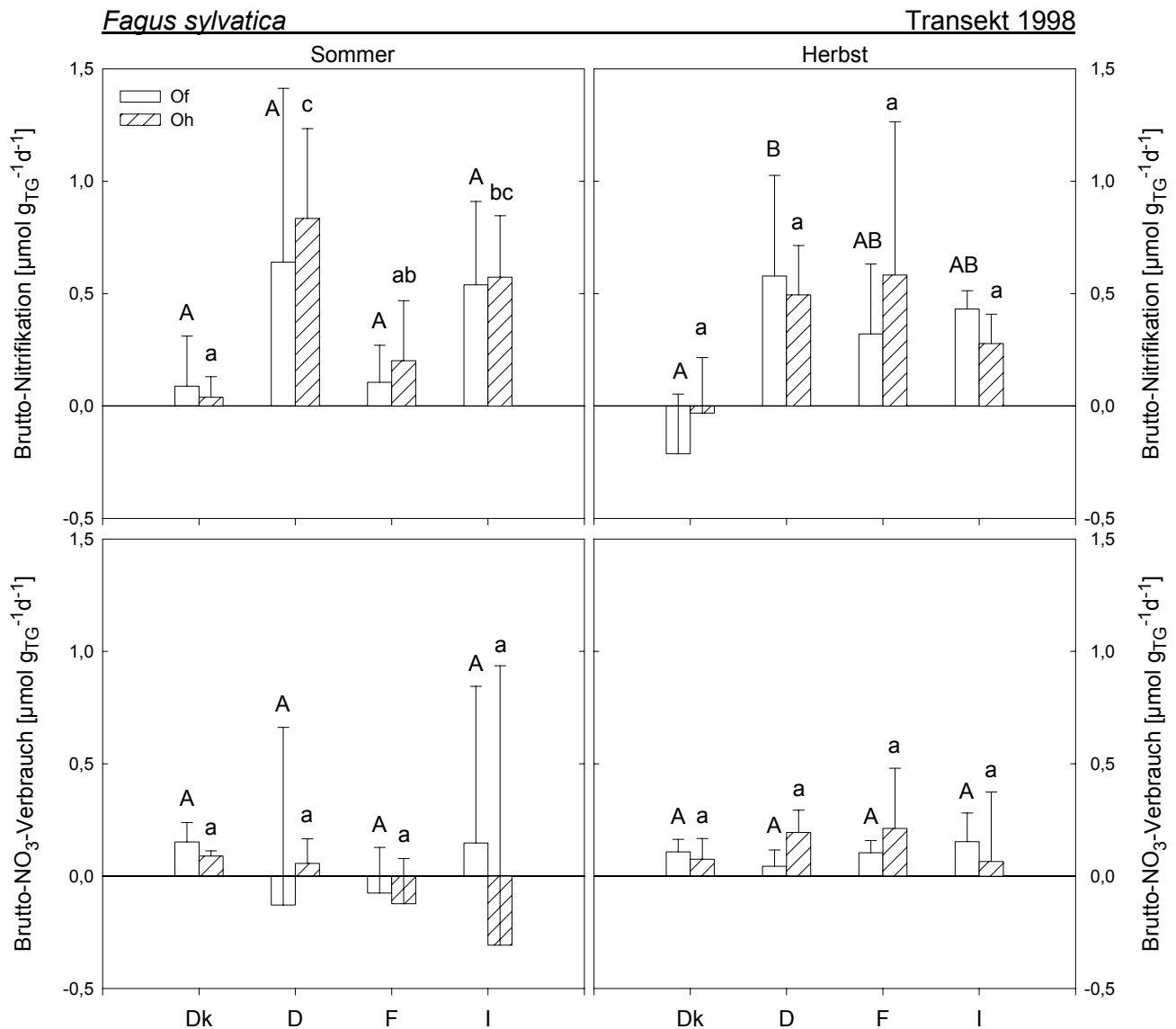


Abb. 5.4-4: Brutto-Nitrifikation und Brutto-NO₃-Verbrauch in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*-Wäldern des CANIF-Europa-Transektiv im Sommer und Herbst 1998. Die Daten wurden vor einer für beide Horizonte und Zeitpunkte getrennten Varianzanalyse logarithmus-transformiert ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Auffällig war das Auftreten negativer Brutto-Umsatzraten von Nitrat: Sowohl für die Brutto-Nitrifikation (im Herbst auf dem dänischen Standort in beiden Humushorizonten) als auch für den Brutto- NO_3 -Verbrauch (im Sommer auf allen außer dem dänischen Standort) wurden negative Raten gemessen. Diese wurden in Abb. 5.4-4 als solche dargestellt, um ihr Vorkommen zu dokumentieren. Für die statistische Auswertung wurden die negativen Brutto-Umsatzraten von Nitrat auf den kleinsten sinnvollen Wert, also = 0 gesetzt.

Im Sommer wurden in Deutschland und Italien hohe, in Dänemark und Frankreich im Vergleich dazu niedrige Brutto-Nitrifikationsraten gemessen. Auf den Standorten mit hohen Brutto-Nitrifikationsraten war auch die Streuung der Einzelwerte im Brutto- NO_3 -Verbrauch am höchsten. Im Herbst wurden in Frankreich etwa dreimal höhere Brutto-Nitrifikationsraten als im Sommer gemessen, auf den übrigen Standorten waren die Raten im Sommer denen im Herbst ähnlich, abgesehen von den positiven Brutto-Nitrifikationsraten in Dänemark, die dort im Herbst im Mittel negativ waren. Überraschenderweise waren im Herbst die Brutto- NO_3 -Verbrauchsrate aller Standorte auf vergleichbarem Niveau.

Fichte:

Auf den Fichtenstandorten des Transekts fanden sich ebenfalls negative Brutto-Umsatzraten von Nitrat (Abb. 5.4-5). Mit ihnen wurde bezüglich der statistischen Auswertung bzw. der graphischen Darstellung ebenso verfahren wie bei den Buchenstandorten.

Die Bestimmung der Brutto-Umsatzraten von Nitrat führte zum Teil zu unerwarteten Ergebnissen. Die Nitrifikationsaktivität von bis zu $0.06 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ im September auf dem südschwedischen Standort Skogaby steht im Einklang mit Ergebnissen von RUDEBECK (2000), wo auf diesem südschwedischen Standort im Oktober 1998 eine Brutto-Nitrifikation von etwa $0.085 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ nachgewiesen wurde.

Auffallend ist außerdem der hohe Brutto- NO_3 -Verbrauch im Sommer in beiden Humushorizonten des italienischen Standorts. Er war um etwa den Faktor 10 höher als die Brutto-Nitrifikation, dabei gilt es jedoch die starke Streuung zu beachten. Im Herbst dagegen war das Verhältnis zwischen Brutto-Nitrifikation und Brutto- NO_3 -Verbrauch auf diesem Standort wie auch auf den übrigen Standorten ungefähr ausgeglichen. In Frankreich ließ sich kein Unterschied in den Brutto-Umsatzraten zwischen Sommer und Herbst feststellen, auf allen anderen Standorten waren die Raten im Herbst z. T. deutlich niedriger als im Sommer.

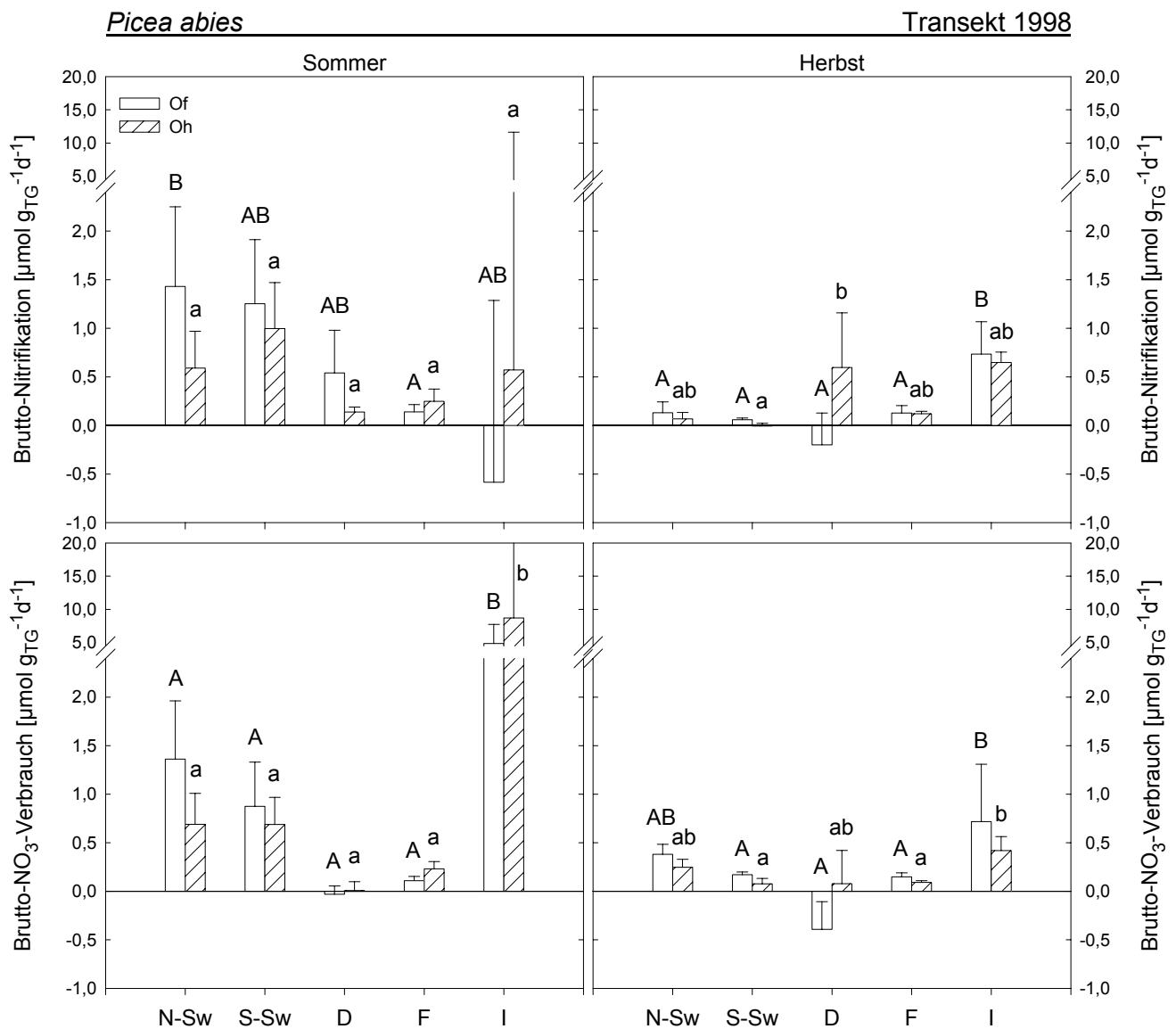


Abb. 5.4-5: Brutto-Nitrifikation und Brutto- NO_3 -Verbrauch in der Humusauflage von *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transektiv im Sommer und Herbst 1998. Die Daten wurden vor einer für beide Horizonte und Zeitpunkte getrennten Varianzanalyse logarithmus-transformiert ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse innerhalb einer Teilabbildung. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Das Verhältnis zwischen Brutto-Nitrifikation und Brutto-NO₃-Verbrauch läßt auf die Koppelung des Nitratkreislaufs schließen. Ist dieses Verhältnis ausgeglichen, kann von einem geschlossenen Kreislauf ausgegangen werden, ist es das nicht, besteht ein Risiko, daß das überschüssige Nitrat ausgewaschen werden könnte. Für die meisten Standorte lag die Brutto-Nitrifikation auf einem vergleichbaren Niveau wie der Brutto-NO₃-Verbrauch (Abb. 5.4-6; Korrelation der Einzelwerte: Of: $r = 0.136$, $p > 0.05$; Oh: $r = 0.039$, $p > 0.05$).

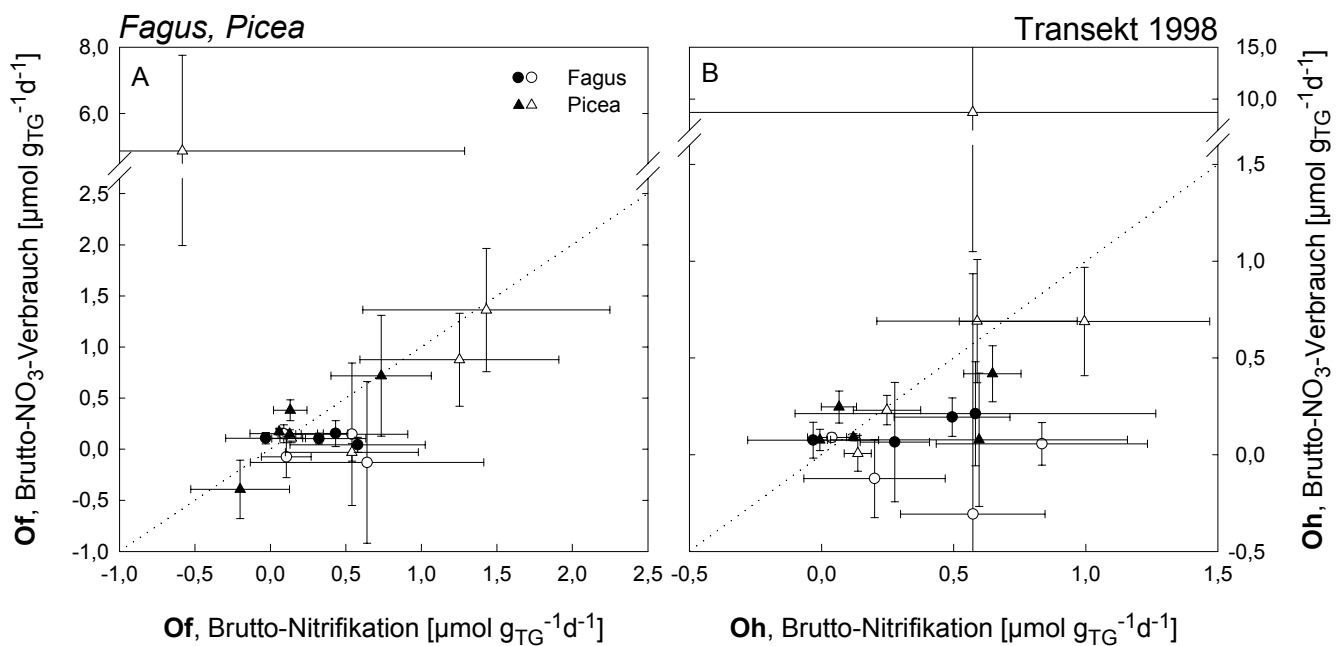


Abb. 5.4-6: Brutto-NO₃-Verbrauch in Abhängigkeit von der Brutto-Nitrifikation in der Of-Lage (A) und Oh-Lage (B) von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transekts im Sommer (offene Symbole) und Herbst (geschlossene Symbole) 1998. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Dies galt besonders für den Of-Horizont. Eine Ausnahme bildete der Fichtenstandort in Italien, wo der Brutto-NO₃-Verbrauch wie oben beschrieben sehr viel größer als die Brutto-Nitrifikation war, der Verbrauch also durch die zu geringe Produktion limitiert war. Im Oh-Horizont konnte für alle mittel- und südeuropäischen Buchenstandorte eine gegenüber dem Brutto-NO₃-Verbrauch höhere Brutto-Nitrifikation festgestellt werden.

5.4.2 Netto-Umsatzraten

Für den italienischen Fichtenstandort konnten aufgrund von Probenverlusten durch Wildtiere am Standort keine Netto-Umsatzraten bestimmt werden, daher fehlt der Standort Italien in den folgenden Kapiteln.

5.4.2.1 Netto-Mineralisation

Die Netto-Mineralisation war mit Ausnahme der deutschen Standorte in den Buchenstandorten höher als in den Fichtenstandorten (Abb. 5.4-7). Der Unterschied in den Raten zwischen Of- und Oh-Horizont war bei den Buchen weniger deutlich ausgeprägt wie bei den Fichten ($p < 0.031$ Buche, $p < 0.019$ Fichte).

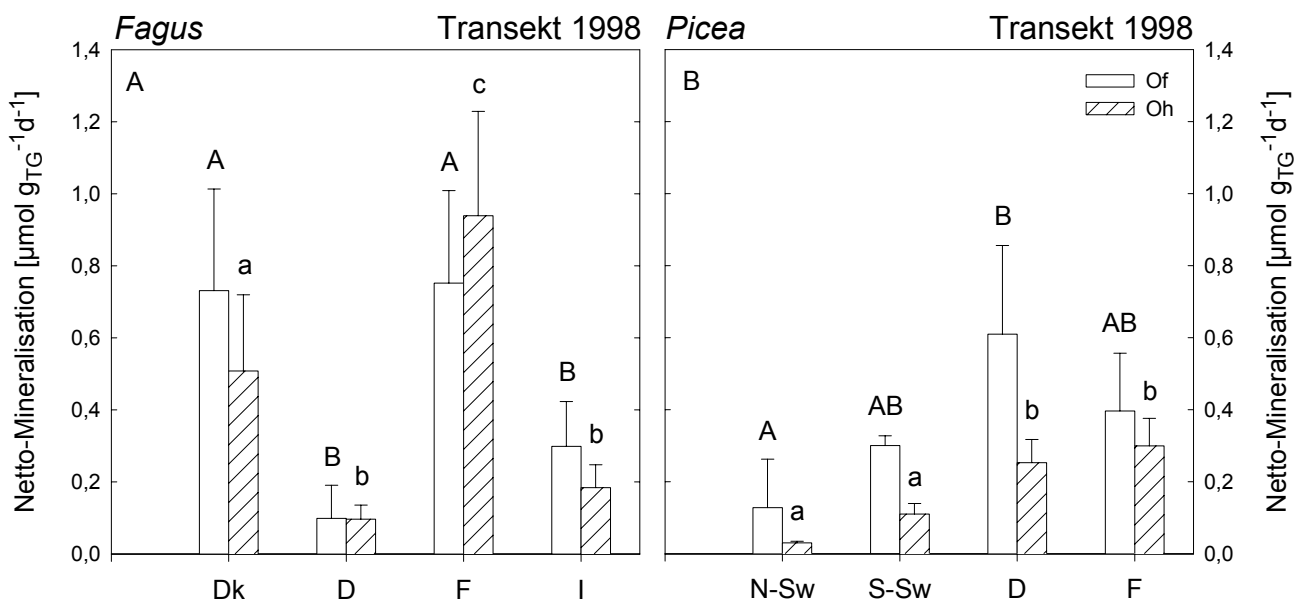


Abb. 5.4-7: Netto-Mineralisation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*-(A) und *Picea abies*-Wäldern (B) des CANIF-Europa-Transektiv 1998. Die Daten wurden logarithmus-transformiert und eine Varianzanalyse für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Der dänische und der französische Buchenstandort wiesen im Of-Horizont ähnliche Netto-Mineralisationsraten auf, die signifikant höher waren als die Netto-Mineralisationsraten im deutschen und italienischen Standort ($p = 0.001$). Diese beiden Standorte zeigten weder im Of- noch im Oh-Horizont voneinander verschiedene Netto-Mineralisationsraten ($p > 0.05$).

Die Netto-Mineralisationsraten in der Oh-Lage der beiden schwedischen Fichtenstandorte unterschieden sich signifikant von denen in Mitteleuropa, die Raten waren in den mitteleuropäischen im Vergleich zu den nordeuropäischen Fichtenstandorten um das 2- bis 10fache höher ($p = 0.000$). In der Of-Lage war die Netto-Mineralisation des deutschen Fichtenstandorts mit $0.6 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ signifikant höher als in Nordschweden, wo eine Netto-Mineralisation von $0.12 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ gemessen wurde ($p = 0.002$).

Die in situ gemessenen Netto-Mineralisationsraten der vorliegenden Arbeit stimmen meist gut mit den von PERSSON et al. (2000a) bei einer konstanten Temperatur von 15°C und Laborinkubation gemessenen Netto-Mineralisationsraten derselben Standorte überein. Lediglich auf dem deutschen und italienischen Buchenstandort trat eine große Diskrepanz auf: In der Untersuchung von PERSSON et al. (2000a) lag die Netto-Mineralisation der gesamten Humusauflage in Deutschland bei $1.1 \mu\text{mol g}^{-1}\text{C d}^{-1}$, was unter der Annahme, daß der Kohlenstoffgehalt des Humus etwa 50 % beträgt, $0.55 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ entspricht. In der vorliegenden Arbeit wurde für die Humusauflage des gleichen Standorts eine Netto-Mineralisation von $0.1 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ bestimmt. Für den italienischen Buchenstandort gaben PERSSON et al. (2000a) die Netto-Mineralisation mit $0.61 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ an, in der vorliegenden Arbeit lag sie bei $0.24 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$. Ein Grund für diese Abweichung könnte die Laborinkubation im Vergleich zur Inkubation in situ am Standort sein.

5.4.2.2 Netto-Nitrifikation

In Frankreich und Deutschland waren die Netto-Nitrifikationsraten in den Oh-Horizonten im Buchenbestand doppelt so hoch wie im Fichtenbestand. In den Of-Lagen gab es in Frankreich keinen Unterschied zwischen Buche und Fichte, in Deutschland dagegen war die Netto-Nitrifikation im Fichtenbestand eine Größenordnung höher als im Buchenbestand. Netto-Nitrifikation konnte in den beiden schwedischen Fichtenstandorten kaum nachgewiesen werden, die Raten lagen nahe bei 0 (Abb. 5.4-8). PERSSON et al. (2000a) geben für diese Standorte eine Netto-Nitrifikation von 0 an.

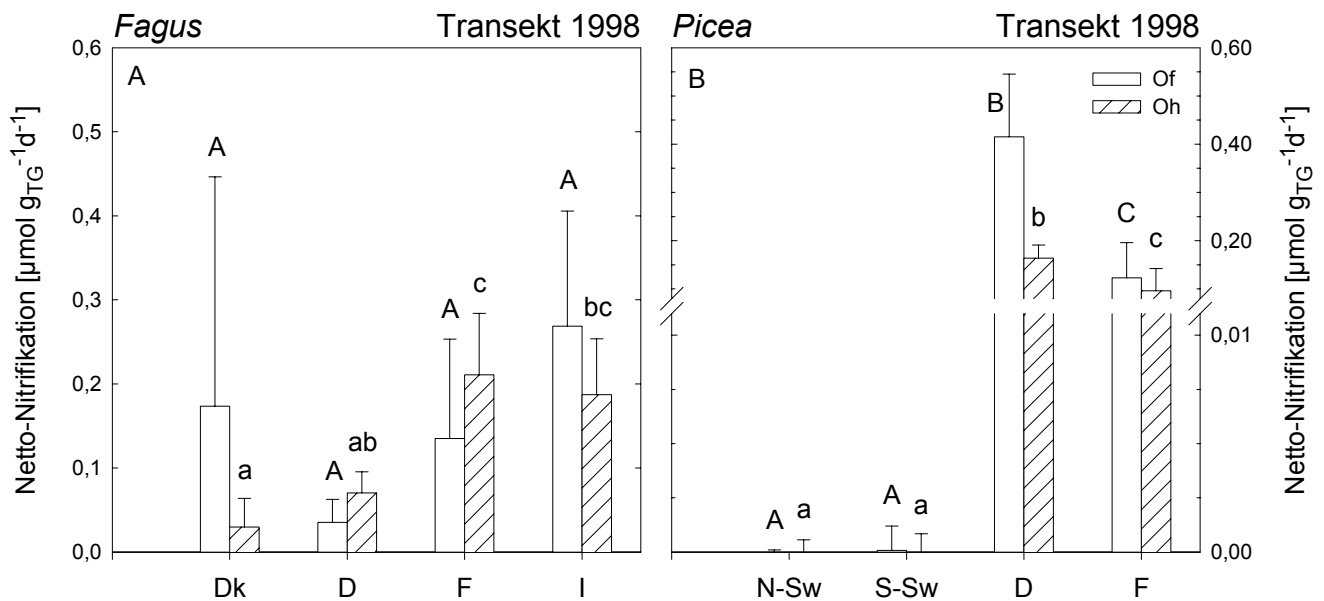


Abb. 5.4-8: Netto-Nitrifikation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*-(A) und *Picea abies*-Wäldern (B) des CANIF-Europa-Transektiv 1998. Die Daten wurden logarithmus-transformiert und eine Varianzanalyse für beide Horizonte getrennt durchgeführt ($\alpha = 0.05$). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant unterschiedliche Ergebnisse. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung, $n = 5$.

Auf allen übrigen Fichten- und Buchenstandorten trat in der vorliegenden Arbeit wie auch bei PERSSON et al. (2000a) eine deutliche Netto-Nitrifikation auf. Vergleicht man die von PERSSON et al. (2000a) bei einer konstanten Temperatur von 15 °C und Laborinkubation ermittelte potentielle Netto-Nitrifikation mit der in der vorliegenden Untersuchung gemessenen Netto-Nitrifikation aus einer Geländeinkubation, so stellt man fest, daß auf den gleichen Buchenstandorten von PERSSON et al. (2000a) 2- bis 4fach höhere Netto-Nitrifikationsraten gemessen wurden. Auch auf dem französischen Fichtenstandort waren die Raten im Vergleich zur vorliegenden Untersuchung mehr als doppelt so hoch, auf dem deutschen Fichtenstandort war das Verhältnis jedoch genau umgekehrt. Als Ursachen für diese Diskrepanz kommen neben der teilweise schon höheren Netto-Mineralisation die hohe räumliche Heterogenität der Standorte und der Effekt der Laborinkubation bei konstanter Temperatur gegenüber einer Inkubation direkt am Standort bei Umgebungstemperatur in Frage.

5.5 Vergleich der Brutto- und Netto-Umsatzraten entlang des europäischen Transekts

5.5.1 Mineralisation

Die Brutto-Mineralisation war auf den Standorten des Europa-Transekts etwa 5- bis 10mal höher als die Netto-Mineralisation (Abb. 5.5-1). Die Brutto- sowie die Netto-Mineralisation lagen bei den Fichtenstandorten im Oh-Horizont unter denen im Of-Horizont. Für die Buchenstandorte traf dieser Befund nur auf die Brutto-Mineralisation zu.

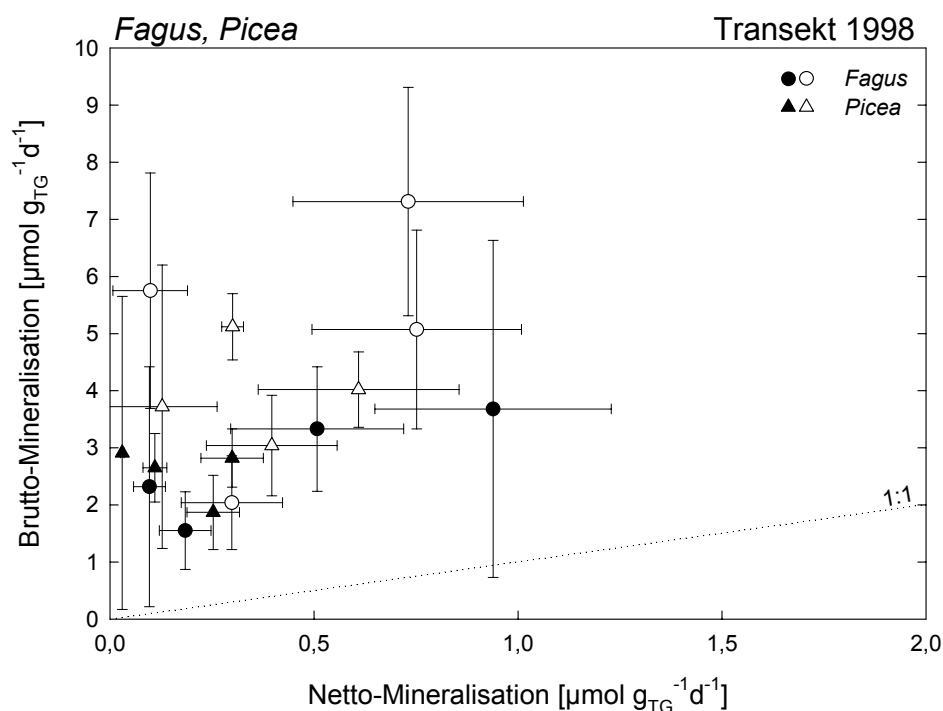


Abb. 5.5-1: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von der Netto-Mineralisation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transekts. Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Berechnet man aus den Brutto-Umsatzraten von Ammonium eine Netto-Ammonifikationsrate (vgl. Kap. 5.2.1), so stellt man fest, daß die berechnete Netto-Ammonifikation im Gegensatz zur gemessenen Netto-Ammonifikation auch negative Werte annimmt (Abb. 5.5-2). Diese negativen Raten entstanden, wenn die Brutto-Mineralisation kleiner als der Brutto-NH₄-Verbrauch war. Daß bei der gemessenen Netto-Ammonifikation trotzdem meist positive Wer-

te zu beobachten sind, liegt wahrscheinlich in der Integration dieser Methode über einen größeren Zeitraum begründet.

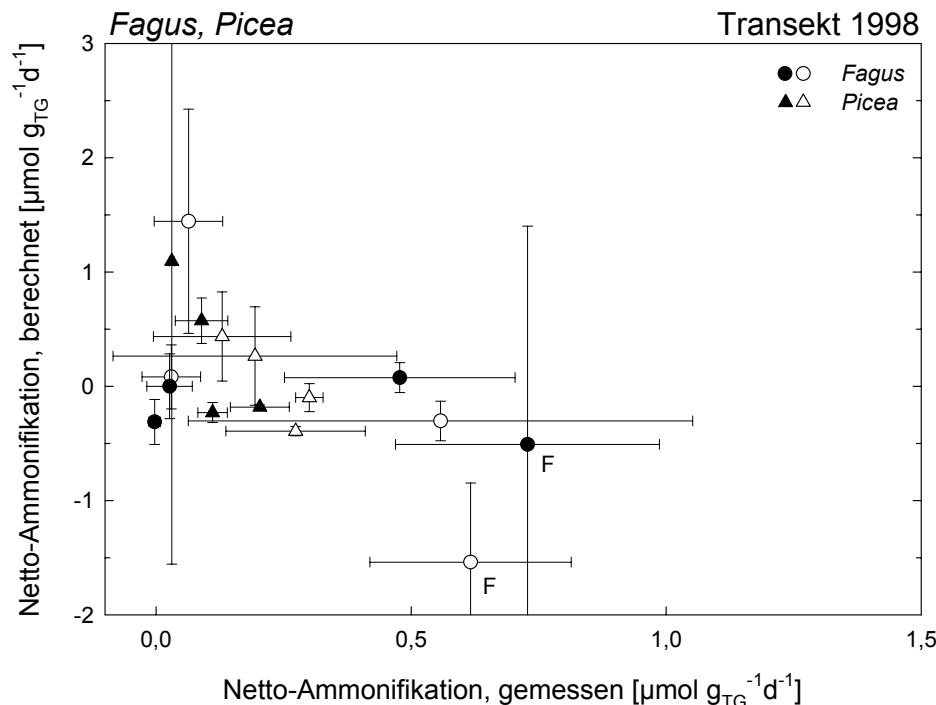


Abb. 5.5-2: Gemessene Netto-Ammonifikation in Abhängigkeit von der aus den Brutto-Umsatzraten von Ammonium berechneten Netto-Ammonifikation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transeks. Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Besonders hervorstechend in dieser Auftragung ist der französische Buchenbestand (F, s. Abb. 5.5-2), der in beiden Humushorizonten im Mittel die höchsten gemessenen und gleichzeitig die negativsten berechneten Netto-Ammonifikationsraten aufwies. Über einen längeren Zeitraum gesehen findet eine Netto-Akkumulation von Ammonium statt, das heißt, die Produktion von Ammonium ist größer als ihr Verbrauch. Die Berechnung der Netto-Ammonifikation ergibt genau das Gegenteil: Der Brutto-NH₄-Verbrauch ist größer als die Brutto-Mineralisation, somit ist die negative berechnete Netto-Ammonifikation zu erklären. Der unterschiedliche Zeithorizont, der den beiden verglichenen Methoden Brutto- und Netto-Umsatzrate zugrunde liegt, könnte möglicherweise eine Ursache für die gegensätzlichen gelieferten Ergebnisse sein. Außerdem macht sich in der Beutelinkubation über mehrere Wochen das Fehlen der pflanzlichen N-Nutzung und der Abbau gekappter Wurzeln stärker bemerkbar als während der Kurzzeit-Inkubation von einem Tag.

5.5.2 Nitrifikation

Die Netto-Nitrifikation unterschied sich in den Humusauflagen der meisten Transekt-Standorte kaum von der Brutto-Nitrifikation (Abb. 5.5-3). Lediglich in der Humusauflage der beiden schwedischen Standorte (Fichte, N-Sw und S-Sw, s. Abb. 5.5-3) und des deutschen Buchenstandorts (D, s. Abb. 5.5-3) ist eine große Abweichung der Brutto- von der Netto-Nitrifikation erkennbar.

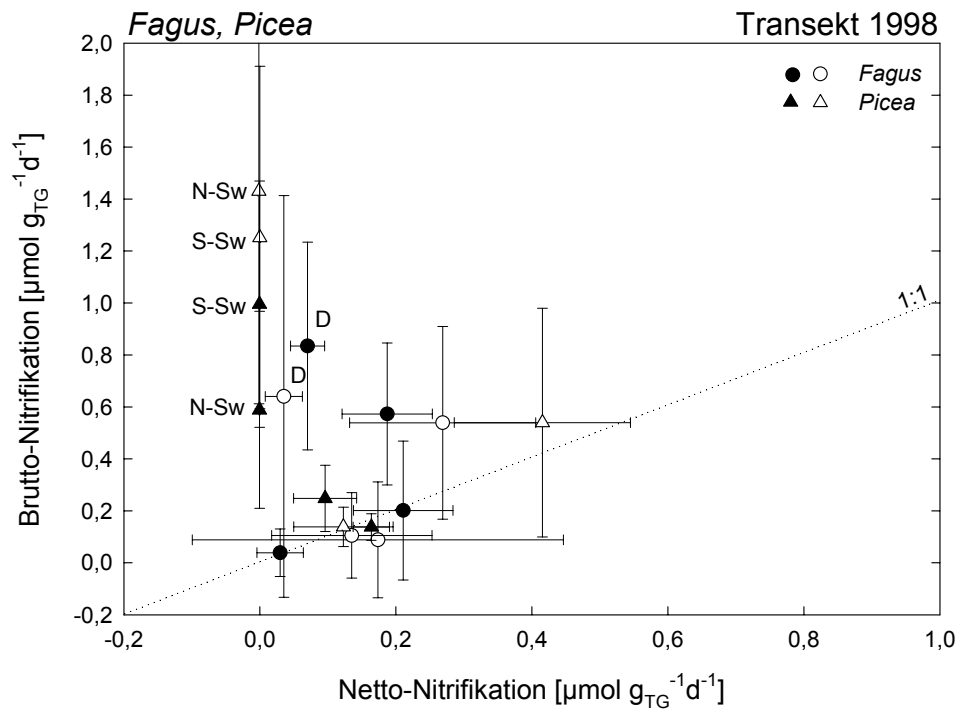


Abb. 5.5-3: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der Netto-Nitrifikation in der Humusauflage von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transekts. Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

In beiden Horizonten der schwedischen Fichtenstandorte war keine Netto-Nitrifikation nachweisbar, das deutliche Vorhandensein einer Brutto-Nitrifikation zeigt jedoch, daß auf diesen Standorten trotzdem Nitrat produziert wird, wenngleich die Brutto-Nitrifikation auch mit einer großen Variabilität behaftet ist.

In Abb. 5.5-4 wurde die Netto-Nitrifikation wiederum aus den Brutto-Umsatzraten von Nitrat berechnet und der gemessenen Netto-Nitrifikation gegenübergestellt. Die berechnete Netto-Nitrifikation nahm z. T. negative Werte an, was durch höheren Brutto- NO_3 -Verbrauch im Vergleich zur Brutto-Nitrifikation zustande kommt. Dabei ist die Streuung der berechneten Netto-Nitrifikation z. T. erheblich.

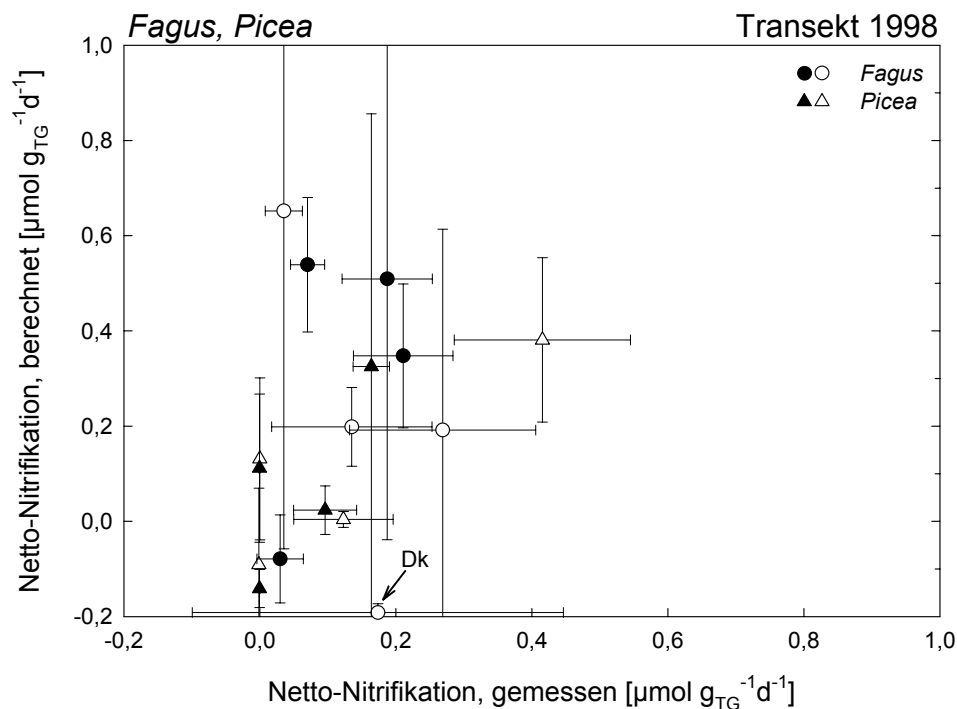


Abb. 5.5-4: Gemessene Netto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der aus den Brutto-Umsatzraten von Nitrat berechneten Netto-Nitrifikation in der Humusaufgabe von *Fagus sylvatica*- und *Picea abies*-Wäldern des CANIF-Europa-Transektiv. Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Wie schon bei der Mineralisation beschrieben, gibt es auch beim Vergleich gemessene zu berechnete Netto-Nitrifikation gegensätzliche Ergebnisse. Im Of-Horizont des dänischen Buchenstandorts Gribkov (Dk, s. Abb. 5.5-4) tritt eine gemessene Netto-Nitrifikation, also Netto-Akkumulation von Nitrat, von $0.17 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$ auf, während die berechnete Netto-Nitrifikation negativ, d. h. der Nitratverbrauch größer als die Nitratproduktion ist.

5.5.3 Brutto- und Nettoumsätze im Vergleich

Der Vergleich von Brutto- und Netto-Mineralisation zeigt, daß ein großer Teil des produzierten Ammoniums sofort wieder verbraucht wird, daher ist die Brutto-Mineralisation, die nur die Produktion von Ammonium darstellt, viel höher als die Netto-Mineralisation, welche aus der Differenz von Produktion und Verbrauch gebildet wird. Der Unterschied zwischen Brutto- und Netto-Nitrifikation ist in der vorliegenden Untersuchung dagegen meist gering, das bedeutet, daß entweder die Nitrifikationsaktivität während der Beutelinkubation gering war oder der Nitratverbrauch in dieser Inkubation deutlich niedriger war als die Nitratproduktion. Auf den beiden schwedischen Standorten dagegen war - bei hoher Variabilität - eine deutliche Brutto-Nitrifikation im Gegensatz zu kaum nachweisbarer Netto-Nitrifikation zu verzeichnen. Das bedeutet, auf diesen Standorten wird produziertes Nitrat sofort verbraucht, der Kreislauf ist also so eng gekoppelt, daß keine Nettonitrifikation nachzuweisen ist.

Die Gegenüberstellung von berechneten und gemessenen Nettoumsätzen liefert teilweise überraschende Ergebnisse. So war auf je einem Buchenstandort des Transekts eine Netto-Akkumulation von Ammonium bzw. Nitrat meßbar, die berechnete Netto-Ammonifikation bzw. -Nitrifikation war jedoch negativ, was gleichbedeutend ist mit einem höheren N-Verbrauch als N-Produktion.

5.6 Einflußfaktoren auf die N-Umsatzraten entlang des europäischen Transekts

Im folgenden Kapitel werden Faktoren, die potentielle Einflußgrößen auf die Brutto-Umsatzraten von Ammonium und Nitrat darstellen, untersucht. Um die Brutto-Umsatzraten bestimmen zu können, müssen neben der Ammonium- und Nitratkonzentration auch der Bodenwassergehalt der untersuchten Bodenprobe bekannt sein. Als weiterer Parameter wurde der pH-Wert in den Bodenextrakten bestimmt (Tab. 5.6-1).

Für die Humusaufgaben der Buchen- und Fichtenwälder galt im Sommer und im Herbst: Die NH_4 - und NO_3 -Konzentrationen, die pH-Werte und die Bodenwassergehalte waren im Of-Horizont generell höher als im Oh-Horizont (Tab. 5.6-1). Die Spanne der NH_4 -Konzentration reichte in den Buchenwäldern von $0.75 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$ in der Oh-Lage des deutschen Standorts im Herbst bis $5.73 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$ in der Of-Lage des französischen Standorts im Sommer. Dabei konnten im Sommer weder im Of- noch im Oh-Horizont signifikante Unterschiede zwischen den Standorten festgestellt werden (jeweils: $p > 0.05$). Im Herbst waren die NH_4 -Konzentrationen im Oh-Horizont des dänischen und französischen Buchenstandorts signifikant höher als die des deutschen und italienischen Standorts ($p = 0.005$). Die NO_3 -Konzentrationen reichten von $0.29 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$ im Oh-Horizont des dänischen Standorts bis $6.71 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$ in der Of-Lage des italienischen Standorts, jeweils im Sommer. Auffällig waren in Italien die Unterschiede in den NO_3 -Konzentrationen zwischen Sommer und Herbst: Während im Oh-Horizont im Sommer eine signifikante Differenz zu den übrigen Transekt-Standorten besteht ($p = 0.000$), bewegen sich die NO_3 -Konzentrationen im Herbst in einem ähnlichen Rahmen wie die der nördlicheren Standorte ($p > 0.05$).

Bei den Fichtenstandorten war die Spannbreite der Konzentrationen noch größer als bei den Buchen. Im Sommer wies der Fichtenstandort in Italien im Oh-Horizont signifikant höhere NH_4 - und NO_3 -Konzentrationen auf als die übrigen Standorte (jeweils: $p = 0.000$). Der italienische Standort stach außerdem mit den höchsten pH-Werten (Of, Oh, Sommer und Herbst: jeweils $p = 0.000$) aus den übrigen Standorten heraus.

Tab. 5.6-1: NH_4 - und NO_3 -Konzentrationen und pH-Werte in den Bodenextrakten sowie der Bodenwassergehalt zum Zeitpunkt der Extraktion im Sommer und Herbst 1998 in den Humusaufgaben der untersuchten Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Transektiv. Angegeben sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$. Verschiedene Buchstaben innerhalb einer Zeile kennzeichnen signifikant verschiedene Ergebnisse (Varianzanalyse, $\alpha = 0.05$).

Buchenstandorte: Dk, D, F und I, Fichtenstandorte: N-Sw, S-Sw, D, F und I.

		N-Sw	S-Sw / Dk	D	F	I
Fagus						
Sommer						
NH_4 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of		$2,98 \pm 0,96^a$	$2,27 \pm 1,69^a$	$5,73 \pm 4,16^a$	$1,64 \pm 0,51^a$
	Oh		$1,55 \pm 0,77^a$	$1,36 \pm 0,65^a$	$2,69 \pm 3,20^a$	$0,89 \pm 0,12^a$
NO_3 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of		$0,40 \pm 0,19^a$	$1,64 \pm 0,71^{ab}$	$0,34 \pm 0,16^a$	$6,71 \pm 6,51^b$
	Oh		$0,29 \pm 0,19^a$	$1,00 \pm 0,22^a$	$0,54 \pm 0,12^a$	$5,88 \pm 5,61^b$
pH-Wert	Of		$3,53 \pm 0,19^a$	$3,11 \pm 0,26^{ab}$	$2,96 \pm 0,08^b$	$4,33 \pm 0,47^c$
	Oh		$3,15 \pm 0,32^a$	$3,02 \pm 0,31^a$	$2,81 \pm 0,04^a$	$4,10 \pm 0,17^b$
Bodenwassergehalt [%]	Of		$67,2 \pm 4,9^a$	$73,8 \pm 3,5^a$	$69,3 \pm 4,7^a$	$21,8 \pm 7,4^b$
	Oh		$61,5 \pm 0,6^a$	$67,8 \pm 6,5^a$	$73,6 \pm 3,5^a$	$26,1 \pm 7,2^b$
Herbst						
NH_4 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of		$3,80 \pm 0,62^{ab}$	$2,80 \pm 1,16^a$	$3,97 \pm 1,47^{ab}$	$5,04 \pm 1,40^b$
	Oh		$2,03 \pm 0,38^a$	$0,75 \pm 0,09^b$	$2,86 \pm 0,82^a$	$1,02 \pm 0,29^b$
NO_3 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of		$0,54 \pm 0,21^{ab}$	$1,02 \pm 0,67^b$	$0,31 \pm 0,13^a$	$1,16 \pm 0,28^b$
	Oh		$0,31 \pm 0,13^a$	$0,78 \pm 0,34^a$	$0,45 \pm 0,23^a$	$0,85 \pm 0,20^a$
pH-Wert	Of		$3,65 \pm 0,16^a$	$3,07 \pm 0,18^b$	$3,06 \pm 0,10^b$	$5,85 \pm 0,17^c$
	Oh		$3,25 \pm 0,28^a$	$2,90 \pm 0,16^a$	$2,87 \pm 0,08^a$	$4,65 \pm 0,75^b$
Bodenwassergehalt [%]	Of		$68,5 \pm 4,2^a$	$74,7 \pm 3,4^a$	$73,1 \pm 4,3^a$	$55,4 \pm 3,6^b$
	Oh		$67,7 \pm 6,2^a$	$70,9 \pm 5,7^a$	$73,9 \pm 3,4^a$	$48,1 \pm 7,3^b$
Picea						
Sommer						
NH_4 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	$1,17 \pm 0,36^a$	$1,97 \pm 0,24^a$	$4,38 \pm 2,45^{ab}$	$3,09 \pm 1,17^a$	$8,58 \pm 7,84^b$
	Oh	$0,72 \pm 0,24^a$	$1,29 \pm 0,20^a$	$1,07 \pm 0,25^a$	$1,57 \pm 0,61^a$	$6,81 \pm 4,66^b$
NO_3 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	$0,41 \pm 0,04^a$	$0,36 \pm 0,03^a$	$1,13 \pm 0,49^a$	$0,69 \pm 0,18^a$	$10,44 \pm 6,14^b$
	Oh	$0,27 \pm 0,04^a$	$0,33 \pm 0,02^a$	$0,70 \pm 0,33^a$	$0,65 \pm 0,26^a$	$15,83 \pm 10,57^b$
pH-Wert	Of	$2,76 \pm 0,04^a$	$2,77 \pm 0,12^a$	$3,15 \pm 0,18^b$	$2,74 \pm 0,06^a$	$5,27 \pm 0,55^c$
	Oh	$2,73 \pm 0,05^{ab}$	$2,58 \pm 0,06^a$	$2,92 \pm 0,12^b$	$2,56 \pm 0,06^a$	$4,39 \pm 0,35^c$
Bodenwassergehalt [%]	Of	$76,2 \pm 2,0^a$	$73,6 \pm 2,0^a$	$70,4 \pm 1,0^a$	$53,9 \pm 5,1^b$	$51,8 \pm 12,3^b$
	Oh	$63,6 \pm 5,1^{ab}$	$69,9 \pm 1,5^b$	$62,1 \pm 4,7^{ab}$	$56,6 \pm 5,0^a$	$63,2 \pm 3,4^{ab}$
Herbst						
NH_4 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	$1,16 \pm 0,21^a$	$0,93 \pm 0,11^{ab}$	$2,32 \pm 0,43^c$	$1,77 \pm 0,45^{bc}$	$3,75 \pm 0,68^d$
	Oh	$1,03 \pm 0,27^{ab}$	$0,73 \pm 0,17^a$	$0,98 \pm 0,53^{ab}$	$1,44 \pm 0,42^b$	$1,32 \pm 0,17^{ab}$
NO_3 -Konz. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$]	Of	$0,28 \pm 0,04^a$	$0,19 \pm 0,02^a$	$1,96 \pm 0,75^b$	$0,28 \pm 0,16^a$	$3,20 \pm 2,04^b$
	Oh	$0,20 \pm 0,04^a$	$0,16 \pm 0,01^a$	$0,88 \pm 0,50^{bc}$	$0,25 \pm 0,12^{ab}$	$3,14 \pm 1,64^c$
pH-Wert	Of	$2,87 \pm 0,07^{ab}$	$2,55 \pm 0,16^a$	$3,03 \pm 0,16^b$	$2,86 \pm 0,19^{ab}$	$5,82 \pm 0,61^c$
	Oh	$2,77 \pm 0,10^a$	$2,46 \pm 0,09^a$	$2,88 \pm 0,13^a$	$2,61 \pm 0,14^a$	$5,45 \pm 1,05^b$
Bodenwassergehalt [%]	Of	$79,2 \pm 1,8^a$	$71,4 \pm 2,7^{ab}$	$65,2 \pm 7,1^{bc}$	$59,5 \pm 4,5^c$	$66,1 \pm 1,7^{bc}$
	Oh	$73,0 \pm 5,1^a$	$67,3 \pm 2,3^{ab}$	$60,6 \pm 7,7^b$	$57,4 \pm 6,0^b$	$58,3 \pm 2,6^b$

Das C:N-Verhältnis war in den Buchenstandorten mit Werten zwischen 19.6 und 22.9 signifikant enger als in den Fichtenstandorten (Of und Oh: jeweils $p = 0.000$), wo die Werte von 20.4 bis 36.6 reichten (Tab. 5.6-2). Die Gesamt-N-Konzentration war bei den Buchen signifikant höher (Of: $p = 0.003$, Oh: $p = 0.004$), die Gesamt-C-Konzentration dagegen etwas niedriger als bei den Fichten ($p > 0.05$).

Tab. 5.6-2: C:N-Verhältnis und Elementkonzentrationen von Stickstoff, Kohlenstoff, Phosphor, Aluminium und der basischen Kationen der organischen Festschubstanz der Humusaufgaben der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Transekte im Herbst 1998. Angegeben sind jeweils Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$. Verschiedene Buchstaben innerhalb einer Zeile kennzeichnen signifikant verschiedene Ergebnisse (Varianzanalyse, $\alpha = 0.05$)

Buchenstandorte: Dk, D, F und I, Fichtenstandorte: N-Sw, S-Sw, D, F und I.

		N-Sw	S-Sw / Dk	D	F	I
Fagus						
C:N-Verhältnis	Of		22,50 \pm 1,49 ^{ab}	19,96 \pm 0,99 ^c	22,86 \pm 0,95 ^b	20,63 \pm 1,08 ^{ac}
	Oh		22,56 \pm 0,56 ^a	19,57 \pm 1,30 ^b	21,66 \pm 0,70 ^a	16,36 \pm 1,24 ^c
Gesamt-N-Konz. [mmol N g _{TG} ⁻¹]	Of		1,32 \pm 0,18 ^{ab}	1,56 \pm 0,22 ^b	1,44 \pm 0,08 ^{ab}	1,17 \pm 0,10 ^a
	Oh		1,31 \pm 0,08 ^a	1,37 \pm 0,22 ^a	1,34 \pm 0,11 ^a	0,93 \pm 0,16 ^b
C-Konz. [mmol C g _{TG} ⁻¹]	Of		34,68 \pm 5,35 ^{ab}	36,35 \pm 5,94 ^{ab}	38,35 \pm 0,89 ^b	28,14 \pm 3,20 ^a
	Oh		34,60 \pm 2,49 ^a	31,50 \pm 6,68 ^a	33,94 \pm 3,12 ^a	17,82 \pm 3,90 ^b
P-Konz. [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of		34,20 \pm 1,54 ^a	43,84 \pm 7,51 ^a	37,97 \pm 2,00 ^a	42,88 \pm 13,49 ^a
	Oh		33,51 \pm 8,06 ^a	32,20 \pm 6,71 ^a	36,93 \pm 2,17 ^a	43,91 \pm 10,07 ^a
Al-Konz. [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of		52,1 \pm 15,2 ^a	303,2 \pm 243,6 ^b	175,8 \pm 47,8 ^{ab}	981,4 \pm 281,5 ^c
	Oh		78,3 \pm 33,7 ^a	556,8 \pm 250,5 ^b	336,0 \pm 104,1 ^b	1730,1 \pm 430,4 ^c
Konz. (Ca+K+Mg+Na) [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of		288,1 \pm 55,4 ^a	284,3 \pm 115,9 ^{ab}	198,2 \pm 26,6 ^b	704,9 \pm 120,6 ^c
	Oh		218,4 \pm 83,8 ^a	302,3 \pm 118,6 ^a	210,2 \pm 40,4 ^a	765,0 \pm 138,2 ^b
Picea						
C:N-Verhältnis	Of	34,55 \pm 3,04 ^a	28,44 \pm 0,64 ^b	20,83 \pm 1,01 ^c	25,22 \pm 1,22 ^b	27,50 \pm 3,09 ^b
	Oh	36,56 \pm 6,62 ^a	28,44 \pm 2,68 ^{ab}	20,37 \pm 1,31 ^c	24,18 \pm 1,49 ^{bc}	23,09 \pm 2,97 ^c
Gesamt-N-Konz. [mmol N g _{TG} ⁻¹]	Of	0,97 \pm 0,10 ^a	1,22 \pm 0,02 ^b	1,31 \pm 0,24 ^b	1,23 \pm 0,05 ^b	1,22 \pm 0,16 ^{ab}
	Oh	0,75 \pm 0,12 ^a	1,05 \pm 0,08 ^b	1,02 \pm 0,19 ^b	1,15 \pm 0,14 ^b	1,15 \pm 0,16 ^b
C-Konz. [mmol C g _{TG} ⁻¹]	Of	38,65 \pm 1,91 ^a	40,33 \pm 1,16 ^a	31,76 \pm 5,44 ^b	36,26 \pm 2,63 ^{ab}	38,56 \pm 1,48 ^a
	Oh	31,99 \pm 6,74 ^{ab}	36,68 \pm 2,03 ^b	24,31 \pm 5,50 ^a	32,41 \pm 4,10 ^{ab}	30,66 \pm 1,77 ^{ab}
P-Konz. [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of	38,68 \pm 5,22 ^a	25,18 \pm 2,57 ^b	37,30 \pm 4,74 ^a	35,29 \pm 2,40 ^a	52,50 \pm 2,86 ^c
	Oh	37,44 \pm 6,07 ^a	21,22 \pm 1,80 ^b	31,00 \pm 3,99 ^a	31,77 \pm 4,08 ^a	49,27 \pm 3,19 ^c
Al-Konz. [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of	144,2 \pm 52,0 ^{ab}	68,4 \pm 16,4 ^a	461,9 \pm 134,9 ^c	282,2 \pm 132,8 ^{bc}	139,1 \pm 62,4 ^{ab}
	Oh	331,7 \pm 226,0 ^a	131,1 \pm 25,4 ^b	690,1 \pm 155,0 ^{ac}	486,4 \pm 175,0 ^a	504,0 \pm 92,1 ^a
Konz. (Ca+K+Mg+Na) [μmol g _{TG} ⁻¹]	Of	183,4 \pm 15,7 ^a	103,2 \pm 26,6 ^b	229,0 \pm 55,1 ^a	184,7 \pm 52,0 ^a	728,1 \pm 88,4 ^c
	Oh	222,6 \pm 96,1 ^a	103,7 \pm 39,9 ^b	245,5 \pm 59,9 ^a	225,2 \pm 65,2 ^a	807,9 \pm 135,2 ^b

Die Elementkonzentrationen von Phosphor, Aluminium und der basischen Kationen Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium waren meist in Italien am höchsten und in Südschweden (Fichte) bzw. Dänemark (Buche) am niedrigsten. Die Phosphor-Konzentrationen der Fichtenstandorte waren sowohl im Of- als auch im Oh-Horizont in Südschweden signifikant niedriger, und Italien signifikant höher als auf dem übrigen Transekt (jeweils $p = 0.000$). Am Buchenstandort in Italien waren die Aluminium-Konzentrationen mit 981 bzw. 1730 $\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}$ im Of- bzw. Oh-Horizont 3- bis 20-mal höher als in den übrigen Buchenwäldern (Of: $p = 0.023$; Oh: $p = 0.011$). Am italienischen Fichtenstandort dagegen waren die Aluminium-Konzentrationen mit denen der anderen Fichtenstandorte vergleichbar. Sowohl der Buchen- als auch der Fichtenstandort in Italien waren besser mit basischen Kationen versorgt als die übrigen Standorte des Nord-Süd-Transekts (Of, Oh, Buche und Fichte: jeweils $p = 0.000$), hier lagen die Konzentrationen 3- bis 8-mal über denen der nördlicheren Standorte.

5.6.1 Brutto-Mineralisation

Das extrahierbare NH_4 ist als Produkt der Mineralisation positiv mit der Brutto-Mineralisationsrate korreliert. Anhand der Regressionsanalyse konnte sowohl im Of- als auch im Oh-Horizont ein signifikanter Unterschied in dieser Beziehung zwischen den Jahreszeiten festgestellt werden (Abb. 5.6-1; Of: $r^2 = 0.393$, $p = 0.008$; Oh: $r^2 = 0.750$, $p = 0.001$). Auffällig sind die im Sommer außerordentlich hohen NH_4 -Konzentrationen und Brutto-Mineralisationsraten des italienischen Fichtenstandorts.

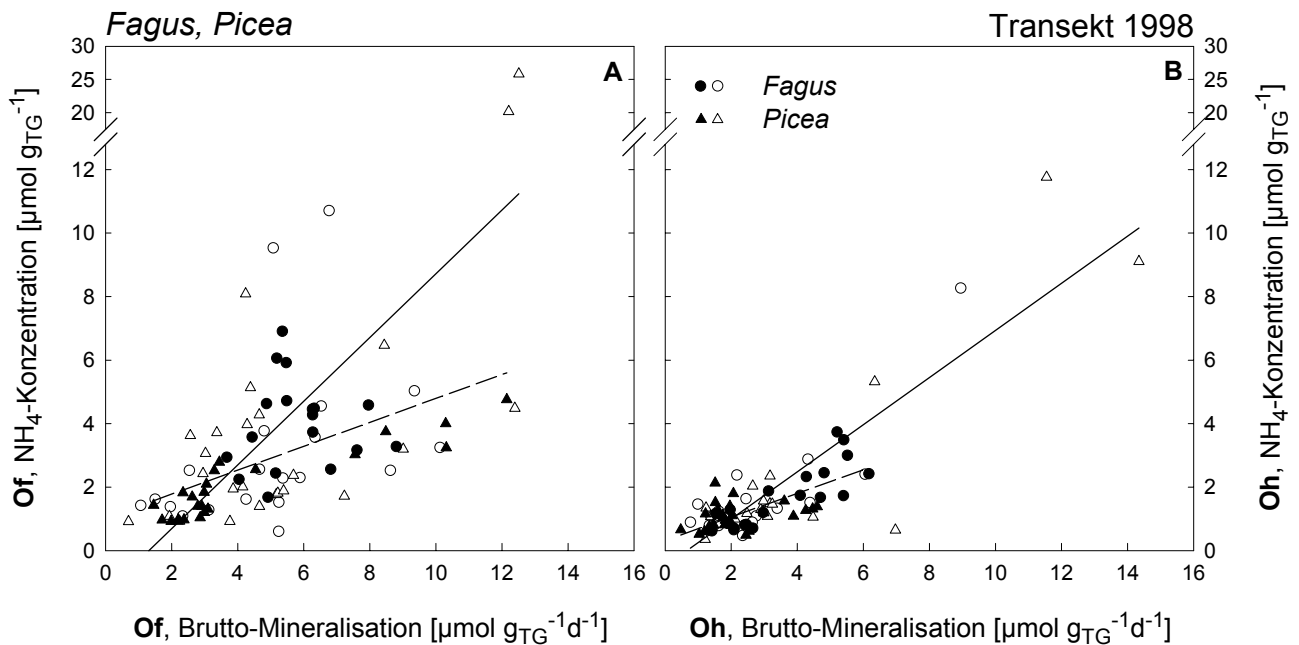


Abb. 5.6-1: NH_4 -Konzentrationen in den Bodenextrakten in Abhängigkeit von der Brutto-Mineralisation der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv. Die offenen Symbole kennzeichnen die Sommer-Daten, die durchgezogene Linie zeigt die zugehörige Regression, die geschlossenen Symbole die Herbst-Daten, die gestrichelte Linie ebenfalls die zugehörige Regression. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, jeweils $n = 5$.

Je höher die NH_4 -Konzentration im Boden, desto mehr Substrat steht für Nitrifikation und Immobilisierung von Ammonium durch Mikroorganismen zur Verfügung. Es bestand ein linearer Zusammenhang zwischen dem Brutto- NH_4 -Verbrauch und der NH_4 -Konzentration, der in der Oh-Lage stärker war als im Of-Horizont (Abb. 5.6-2; Of: $r^2 = 0.730$, $p = 0.001$; Oh: $r^2 = 0.841$, $p = 0.000$), ähnlich dem Zusammenhang zwischen Brutto-Mineralisation und NH_4 -Konzentration. Die Variabilität der NH_4 -Konzentration war sowohl bei Buche als auch bei Fichte im Sommer größer als im Herbst.

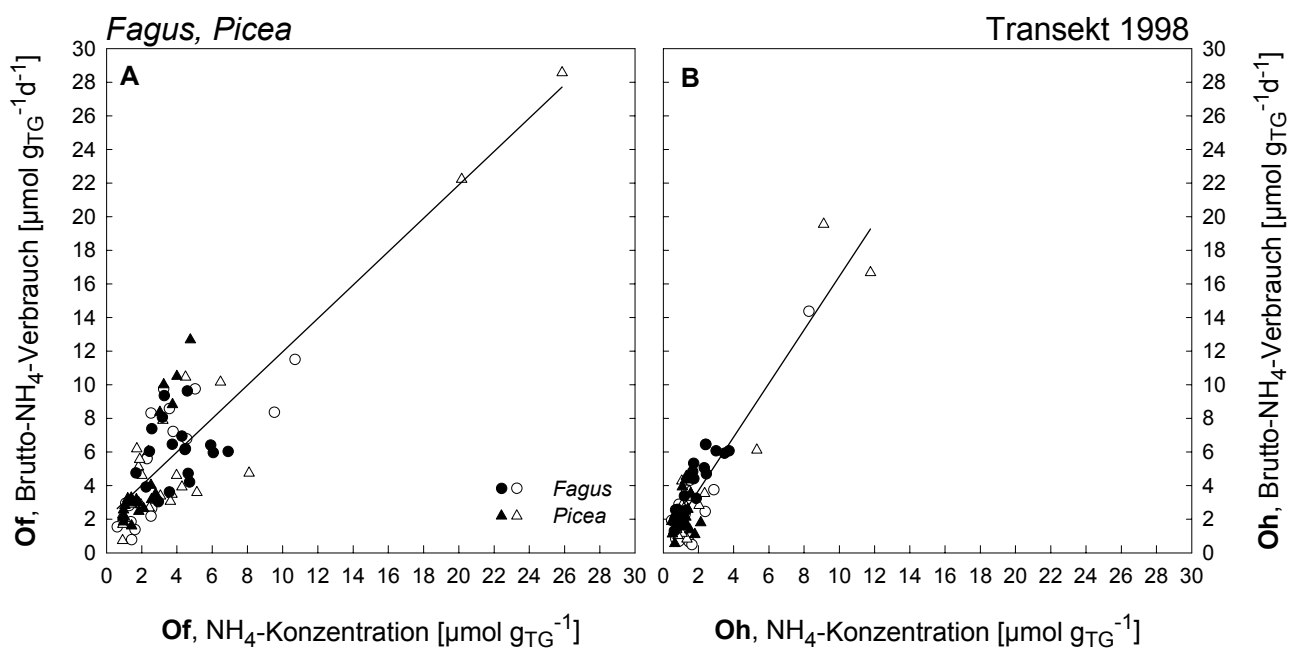


Abb. 5.6-2: Brutto- NH_4 -Verbrauch in Abhängigkeit von der NH_4 -Konzentration in den Bodenextrakten der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv. Offene Symbole kennzeichnen die Sommer-Daten, geschlossene Symbole die Herbst-Daten. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, jeweils $n = 5$.

Im Allgemeinen sind biogeochemische Transformationen abhängig von der Bodenfeuchte. Eine sehr hohe Bodenfeuchte kann diese Prozesse limitieren, da die Durchlüftung des Bodens behindert wird. Der Zusammenhang zwischen Bodenwassergehalt und Brutto-Mineralisation zeigte geringe Brutto-Mineralisationsraten bei niedrigem Bodenwassergehalt (Abb. 5.6-3). Allerdings waren ähnlich geringe Brutto-Mineralisationsraten bei hohem Wassergehalt und gleichzeitig hohe Brutto-Mineralisationsraten bei hohem Wassergehalt zu beobachten. Nur eine sehr geringe Bodenfeuchte schien die Brutto-Mineralisation zu limitieren, bei einem Bodenwassergehalt über 50 % scheinen andere Regulationsfaktoren begrenzend zu wirken.

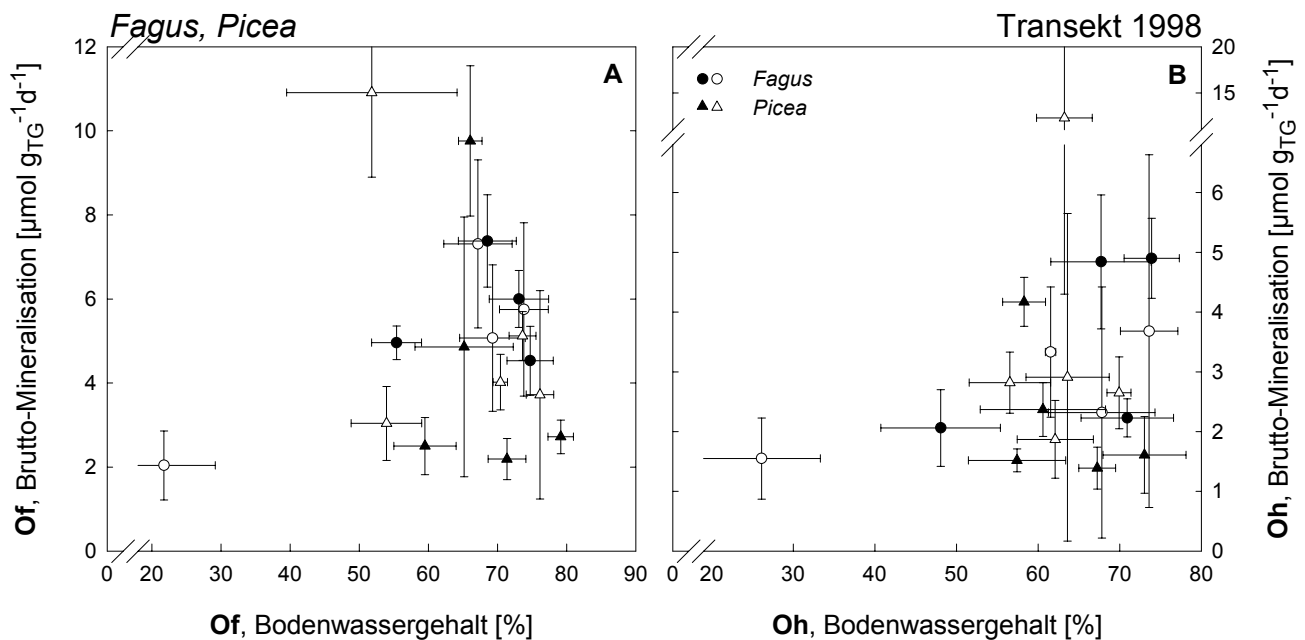


Abb. 5.6-3: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt im Of-Horizont (A) und Oh-Horizont (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv. Offene Symbole kennzeichnen die Sommer-Daten, geschlossene Symbole die Herbst-Daten. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Leicht zersetzbare und damit leicht mineralisierbare Streu ist durch ein enges C:N-Verhältnis gekennzeichnet. Demnach sollte die Mineralisation mit steigendem C:N-Verhältnis sinken. Abb. 5.6-4 zeigt, daß dies auf den Transektstandorten nur bedingt der Fall war. Im Of-Horizont gibt es zwei Gruppen von Standorten: Die Buchenstandorte und der Fichtenstandort in Italien bilden die erste Gruppe. Bei diesen steigt die Brutto-Mineralisation mit weiterem C:N-Verhältnis. Die zweite Gruppe bilden die übrigen Fichtenstandorte, hier nimmt die Brutto-Mineralisation mit steigendem C:N-Verhältnis ab. Diese Beziehungen sind jedoch nicht signifikant ($p > 0.05$). Auch im Oh-Horizont gibt es hinsichtlich der Beziehung C:N-Verhältnis zu Brutto-Mineralisation zwei Gruppen, die wiederum verschiedene Richtungen dieser Beziehung aufweisen und sich in die beiden Baumarten trennen lassen.

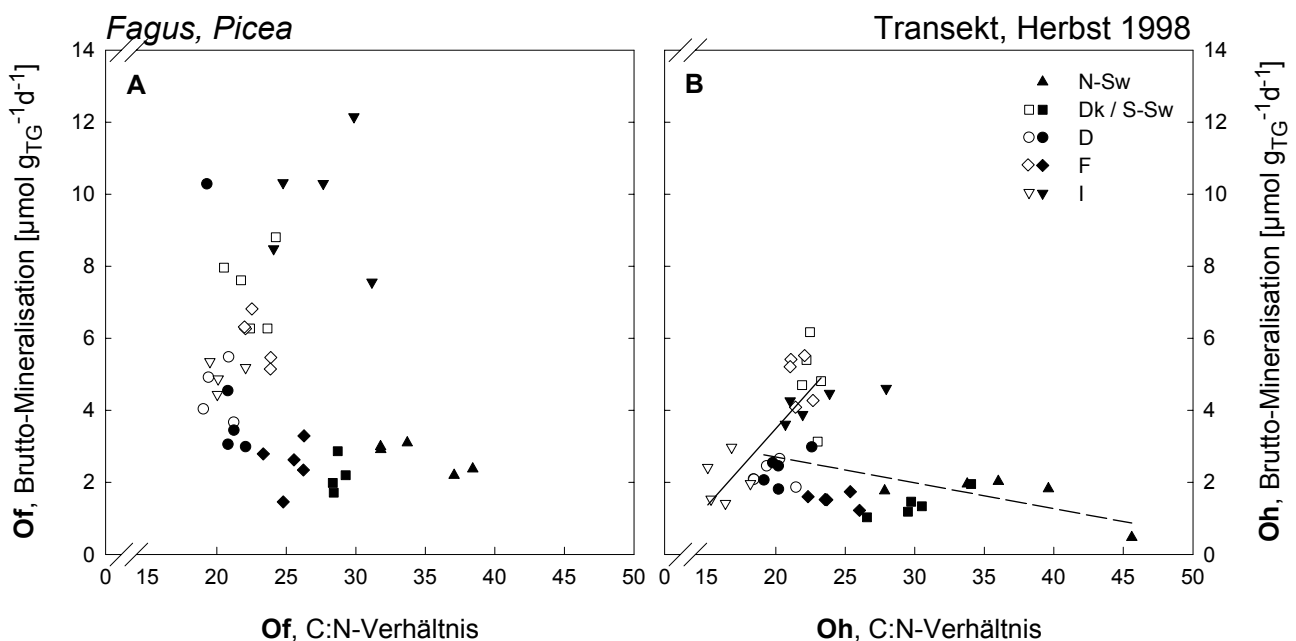


Abb. 5.6-4: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit vom C:N-Verhältnis des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transekts im Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die durchgezogene Linie zeigt die zugehörige Regression, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte, die gestrichelte Linie ebenfalls die zugehörige Regression. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, jeweils $n = 5$.

Demzufolge steigt bei den Buchen die Brutto-Mineralisation mit zunehmendem C:N-Verhältnis, bei den Fichten ist es umgekehrt ($r^2 = 0.510$, $p = 0.000$). In beiden Humushorizonten ist jedoch - wie schon weiter oben erwähnt - das C:N-Verhältnis der Buchenstandorte signifikant enger als das der Fichten.

Die Standorte des Transekts zeigten mit zunehmender N-Konzentration in der organischen Bodensubstanz höhere Brutto-Mineralisationsraten (Abb. 5.6-5). Das bedeutet, je höher der N-Anteil im Substrat war, desto höher war die Brutto-Mineralisation. Für den Oh-Horizont stellte sich diese Beziehung als signifikant heraus ($r^2 = 0.301$, $p = 0.021$), jedoch unabhängig von der Baumart.

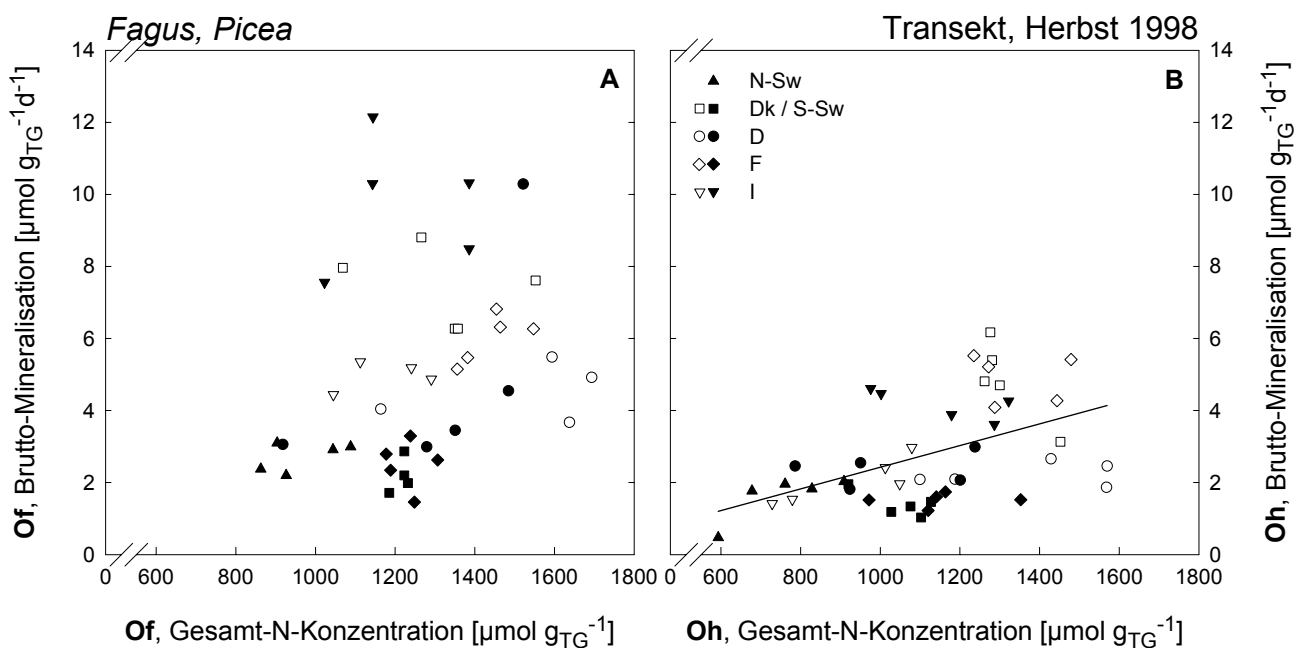


Abb. 5.6-5: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von der Gesamt-N-Konzentration des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transekts im Herbst 1998. Offene Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, geschlossene Symbole die Fichtenstandorte. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, jeweils $n = 5$.

PERSSON et al. (2000a), die auf den gleichen Standorten Netto-Mineralisationsraten bestimmten, fanden eine positive Korrelation zwischen dem N-Vorrat und der Netto-Mineralisation unabhängig von der Baumart, jedoch wurde die Humusaufgabe nicht in Of- und Oh-Horizont unterschieden. Im Of-Horizont der vorliegenden Arbeit wurde kein signifikanter Zusammenhang zwischen Gesamt-N-Konzentration und Brutto-Mineralisation gefunden, lediglich ein Trend ist erkennbar.

Eine hohe Phosphorverfügbarkeit fördert mikrobielles Wachstum und damit auch den Prozeß der Mineralisation, da Phosphor zu den wichtigsten Nährelementen gehört. Für die Fichtenstandorte gab es in beiden Humushorizonten eine positive Beziehung zwischen der P-Konzentration in der Bodensubstanz und der Brutto-Mineralisation (Abb. 5.6-6), die jedoch nur im Of-Horizont signifikant war ($r^2 = 0.668$, $p = 0.000$).

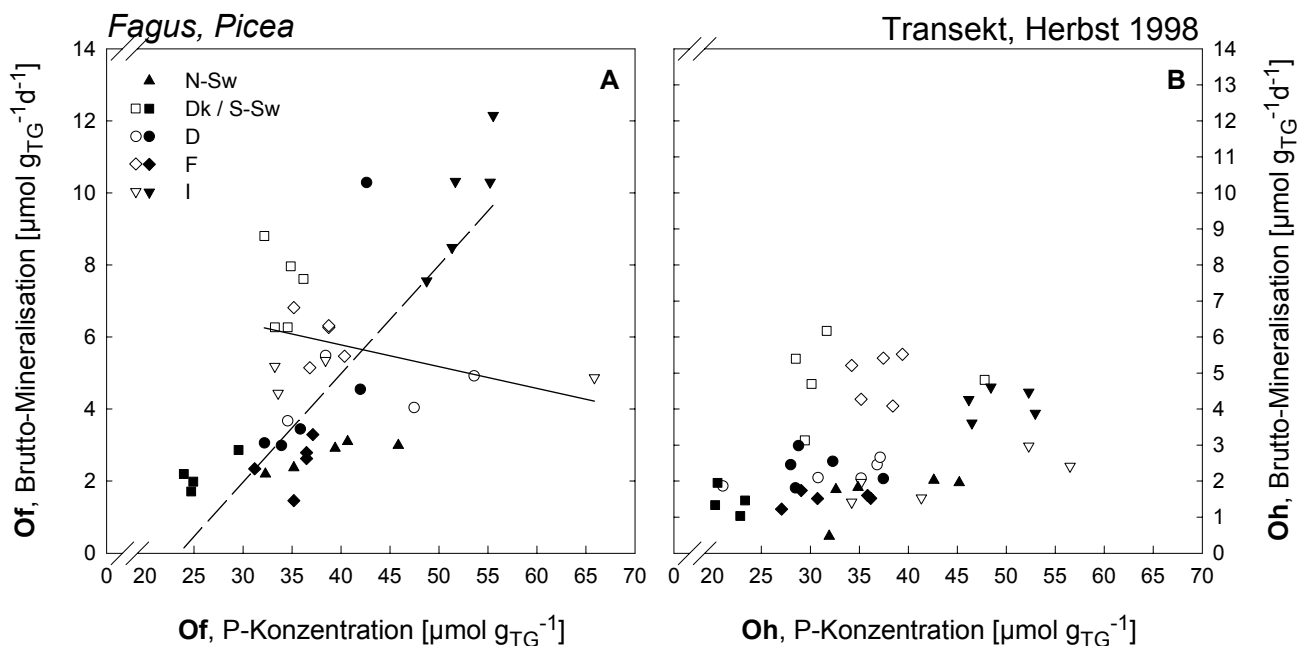


Abb. 5.6-6: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von der Gesamt-Phosphor-Konzentration des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die durchgezogene Linie zeigt die zugehörige Regression, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte, die gestrichelte Linie ebenfalls die zugehörige Regression. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, jeweils $n = 5$.

Bei den Buchenstandorten traten dagegen hohe Brutto-Mineralisationsraten auch bei niedrigen P-Konzentrationen auf, im Of-Horizont war die Beziehung zwischen beiden Größen sogar signifikant negativ, was jedoch stark von zwei Meßwerten beeinflusst wird (s. Abb. 5.6-6).

Hinsichtlich des Zusammenhangs zwischen der Konzentration der basischen Kationen Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium und der Brutto-Mineralisation verhalten sich Buchen- und Fichtenstandorte in beiden Humushorizonten gegensätzlich (Abb. 5.6-7; Of: $r^2 = 0.667$, $p = 0.000$, Oh: $r^2 = 0.442$, $p = 0.000$).

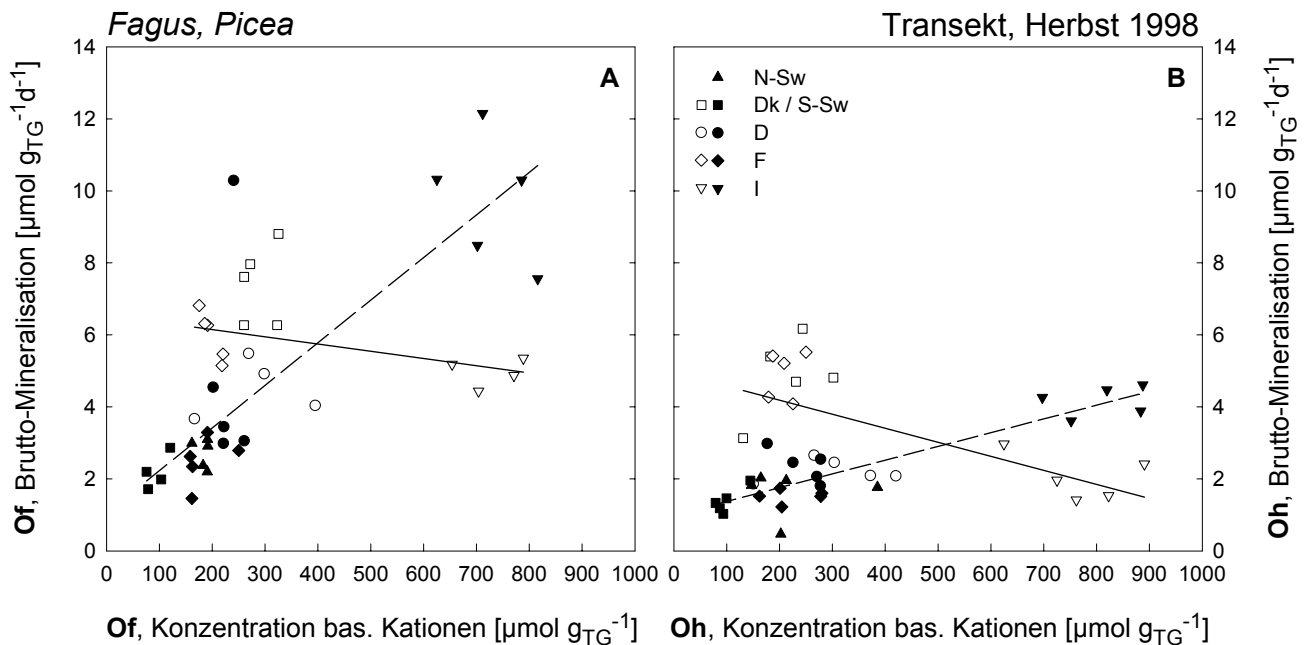


Abb. 5.6-7: Brutto-Mineralisation in Abhängigkeit von der Konzentration basischer Kationen (Ca+K+Mg+Na) des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv im Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die durchgezogene Linie zeigt die zugehörige Regression, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte, die gestrichelte Linie ebenfalls die zugehörige Regression. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, jeweils $n = 5$.

Sowohl bei Buche als auch bei Fichte werden die Regressionen stark von den italienischen Standorten, die besser nährstoffversorgt sind als die übrigen Transektstandorte, bestimmt. Diese beiden italienischen Standorte sind durch weniger saure pH-Werte in der organischen Auflage gekennzeichnet. Würde man diese Standorte außer Acht lassen, so zeigte sich in beiden Humushorizonten ein Anstieg der Brutto-Mineralisation mit zunehmender Kationenkonzentration.

Die Gesamt-N-Deposition, also die Summe aus trockener und nasser N-Deposition, wirkte nicht auf die Brutto-Mineralisation ein (Abb. 5.6-8). Durch die starke Streuung der Brutto-Mineralisation war weder im Of- noch im Oh-Horizont ein Zusammenhang zwischen beiden Größen erkennbar.

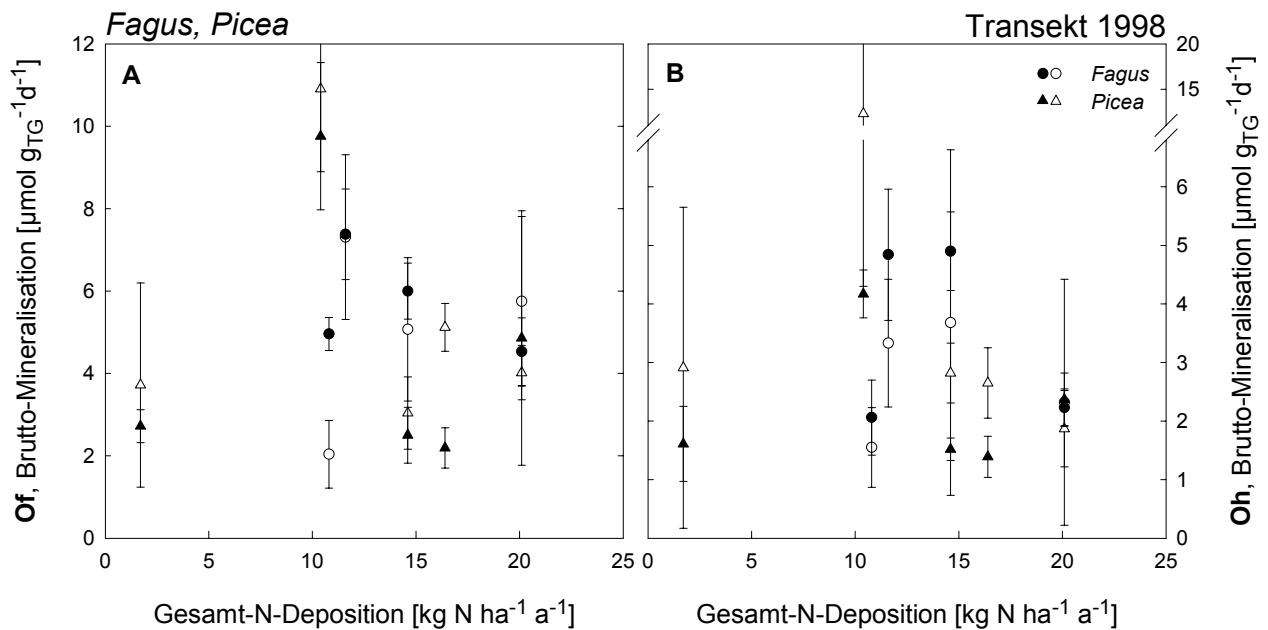


Abb. 5.6-8: Brutto-Mineralisation des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv in Abhängigkeit von der Gesamt-N-Deposition (Mittel über den Zeitraum 1993-1997; Quelle: Persson et al. 2000a). Die offenen Symbole kennzeichnen die Brutto-Mineralisation im Sommer, die geschlossenen Symbole im Herbst 1998. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Die auf dem italienischen Fichtenstandort Monte di Mezzo gemessenen hohen Brutto-Mineralisationsraten sind nicht durch die N-Deposition zu erklären, die mit etwa $11 \text{ kg N ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ eher der mittleren Deposition entspricht (Daten vom etwa 50 km entfernten Standort Collelongo übernommen).

Bis etwa 35 °C sollten mit zunehmender Temperatur mikrobielle Transformationen steigen (ZAK et al. 1999; ANDERSEN & JENSEN 2001). Entgegen dieser Erwartung gab es keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Temperatur, bei der die Bodenproben für die Isotopenverdünnungsmethode 24 Stunden inkubiert wurden, und der Brutto-Mineralisation (Abb. 5.6-9).

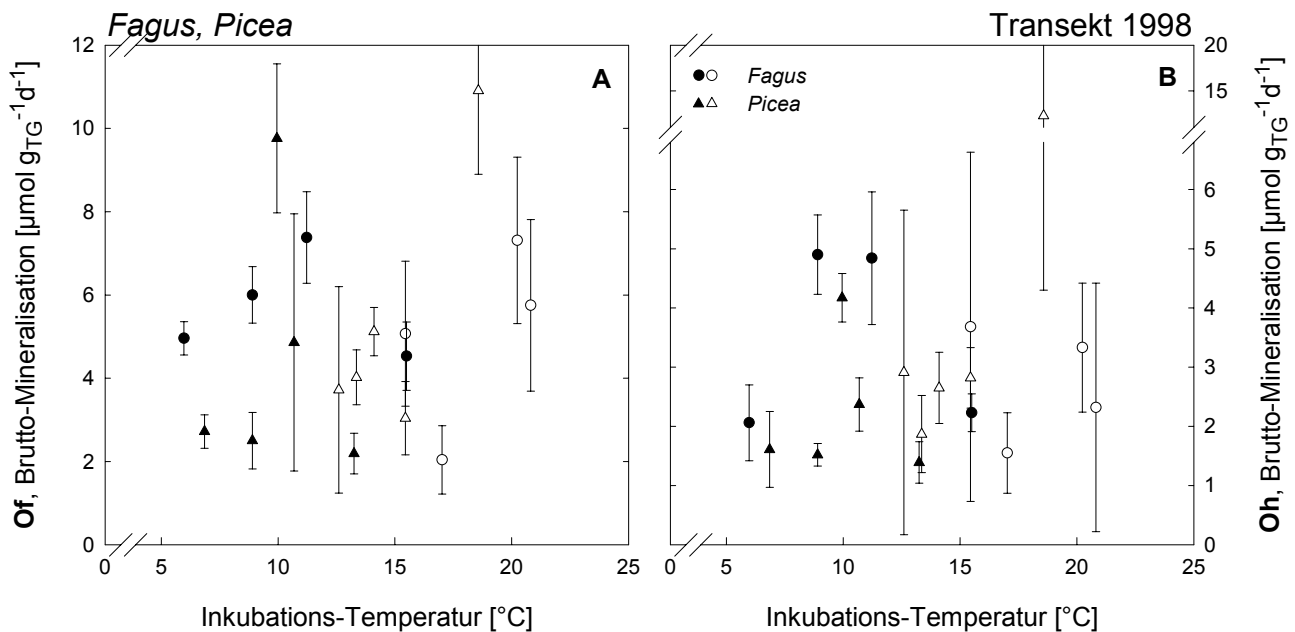


Abb. 5.6-9: Brutto-Mineralisation des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv in Abhängigkeit von Temperatur während der eintägigen Inkubation (Quelle der Temperaturdaten: N-Sw: Vindeln Experimental Forest, SLU, S-Sw: Mellby, SLU; D: BITOEK, I: CANIF-Datenbank, F + Dk: für 1998 keine Daten vorhanden, daher Mittel der verfügbaren Daten des gleichen Zeitraumes, für F von 1992-1995, für Dk von 1996-1997 berechnet). Die offenen Symbole kennzeichnen die Brutto-Mineralisation im Sommer, die geschlossenen Symbole im Herbst 1998. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Als mögliche Ursachen hierfür sind einerseits die starke Streuung der gemessenen Brutto-Mineralisationsraten, andererseits das Fehlen von Temperaturdaten für das Jahr 1998 für die Standorte in Dänemark und Frankreich zu nennen. Daher wurde für die Darstellung die Temperatur aus den Temperaturdaten an den gleichen Tagen der Vorjahre berechnet. Da beide Horizonte der organischen Auflage bei der gleichen Temperatur inkubiert wurden, ist für diesen Parameter kein Unterschied zwischen Of- und Oh-Lage zu sehen.

5.6.2 Brutto-Nitrifikation

Der Brutto-NO₃-Verbrauch ist eine Funktion der NO₃-Konzentration, d. h. extrahierbares Nitrat dient als Substrat für die Immobilisierung. Die Buchen- und die Fichtenstandorte des Transekts unterscheiden sich in dieser Beziehung signifikant voneinander (Abb. 5.6-10; Of: $r^2 = 0.791$, $p = 0.000$; Oh: $r^2 = 0.955$, $p = 0.000$).

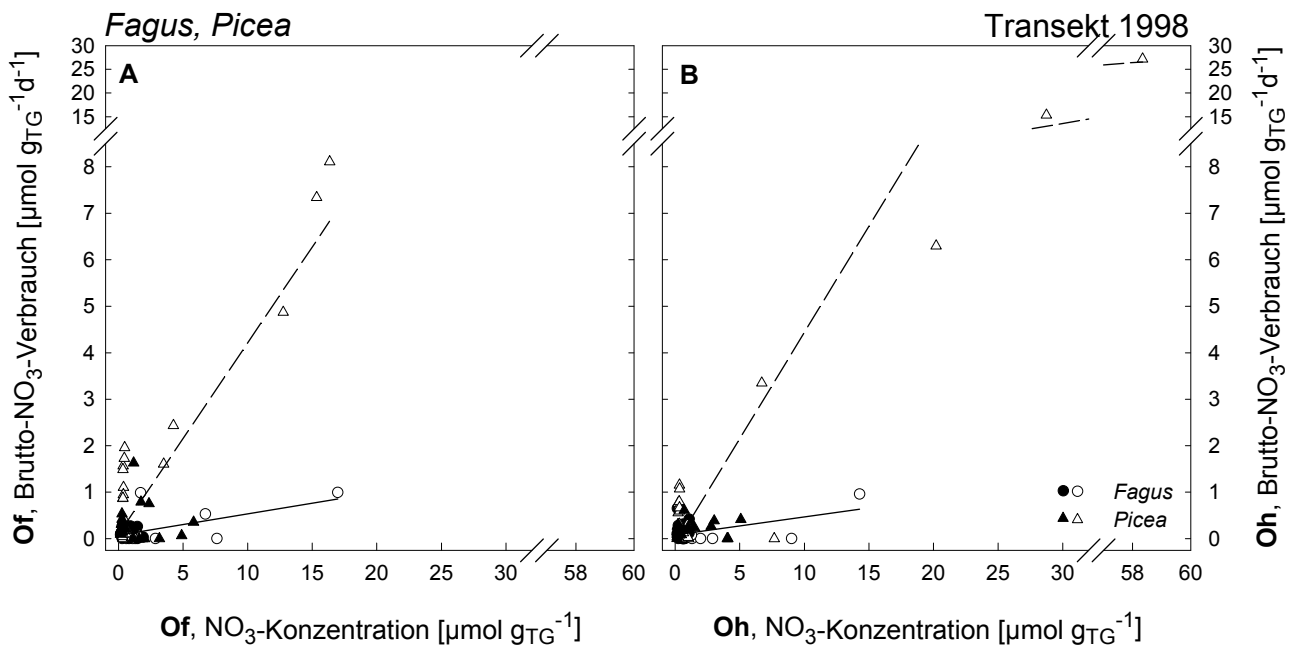


Abb. 5.6-10: Brutto-NO₃-Verbrauch in Abhängigkeit von der NO₃-Konzentration in den Bodenextrakten der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transekts. Die offenen Symbole kennzeichnen die Sommer-Daten, die geschlossenen Symbole die Herbst-Daten. Die durchgezogene Linie zeigt die Regression der Buchenstandorte, die gestrichelte Linie die Regression der Fichtenstandorte. Dargestellt sind die Einzelwerte der Standorte, $n = 5$.

Bei den Buchenstandorten ist nur eine leichte Zunahme des Nitratverbrauchs mit steigender Nitratkonzentration zu beobachten, bei den Fichtenstandorten ist die Steigung steiler. Das bedeutet, bei den Buchenstandorten ist die Substrataktivierung des Nitratverbrauchs schwächer als bei den Fichten. Bei der Berechnung der Regression wie auch bei der graphischen Darstellung wurden negative Verbrauchsdaten nicht mit einbezogen.

Nitrifikation wird im Allgemeinen als pH-sensitiver Prozeß eingestuft. So fanden PERSSON et al. (2000a) auf den gleichen Standorten wie in der vorliegenden Arbeit, daß der pH positiv mit der relativen Netto-Nitrifikation - d. h. dem Anteil des mineralisierten N, der in Nitrat umgewandelt wird - korreliert war. Das in der vorliegenden Arbeit angewandte Versuchsdesign ergibt ein anderes Bild (Abb. 5.6-11).

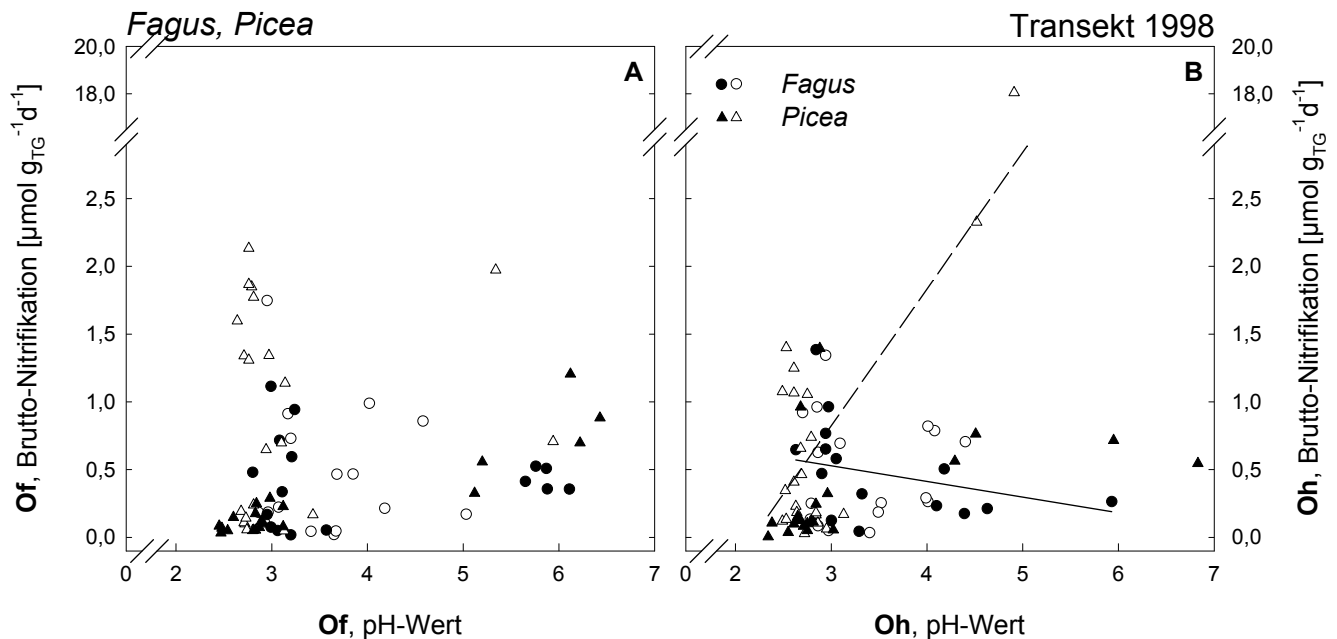


Abb. 5.6-11: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit vom pH-Wert in den Bodenextrakten der Of-Horizonte (A) und Oh-Horizonte (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transekt. Offene Symbole kennzeichnen die Sommer-Daten und die gestrichelte Linie die zugehörige Regression, geschlossene Symbole die Herbst-Daten, die durchgezogene Linie ebenfalls die zugehörige Regression. Dargestellt sind Einzelwerte, $n = 5$.

Die pH-Abhängigkeit der Nitrifikation ist keineswegs gleichmäßig verteilt über die Humusaufgabe. Denn im Of-Horizont scheinen die gemessenen Nitrifikationsraten unabhängig vom pH-Wert zu sein. Auch die Baumart oder die Jahreszeit haben keinen Einfluß. Im Oh-Horizont zeigen sich dagegen je nach Jahreszeit verschiedene Muster ($r^2 = 0.164$, $p = 0.001$): So nimmt die Nitrifikationsrate im Sommer mit dem Anstieg des pH-Wertes zu, im Herbst ist ein leichtes Absinken der Nitrifikation mit pH-Zunahme zu verzeichnen. Dies ist ein überraschendes Ergebnis, muß jedoch aufgrund der großen Streuung relativiert werden. Bemerkenswert ist, daß noch unterhalb eines pH-Wertes von 3 Nitrifikation, und zwar über den gesamten auftretenden Bereich, zu beobachten ist.

PERSSON et al. (2000a) beobachteten auf den gleichen Standorten wie in der vorliegenden Untersuchung eine negative Beziehung zwischen der relativen Netto-Nitrifikation und dem C:N-Verhältnis in der Humusaufgabe. Dieser Zusammenhang konnte in der vorliegenden Arbeit nicht beobachtet werden (Abb. 5.6-12), auch wenn die für den Of- und Oh-Horizont ermittelten C:N-Verhältnisse mit Ausnahme der italienischen Standorte mit den von PERSSON et al. (2000b) ermittelten C:N-Verhältnissen vergleichbar waren. In beiden Humushorizonten ist lediglich ein Trend auszumachen, nach dem die Brutto-Nitrifikation bei weiterem C:N-Verhältnis sinkt.

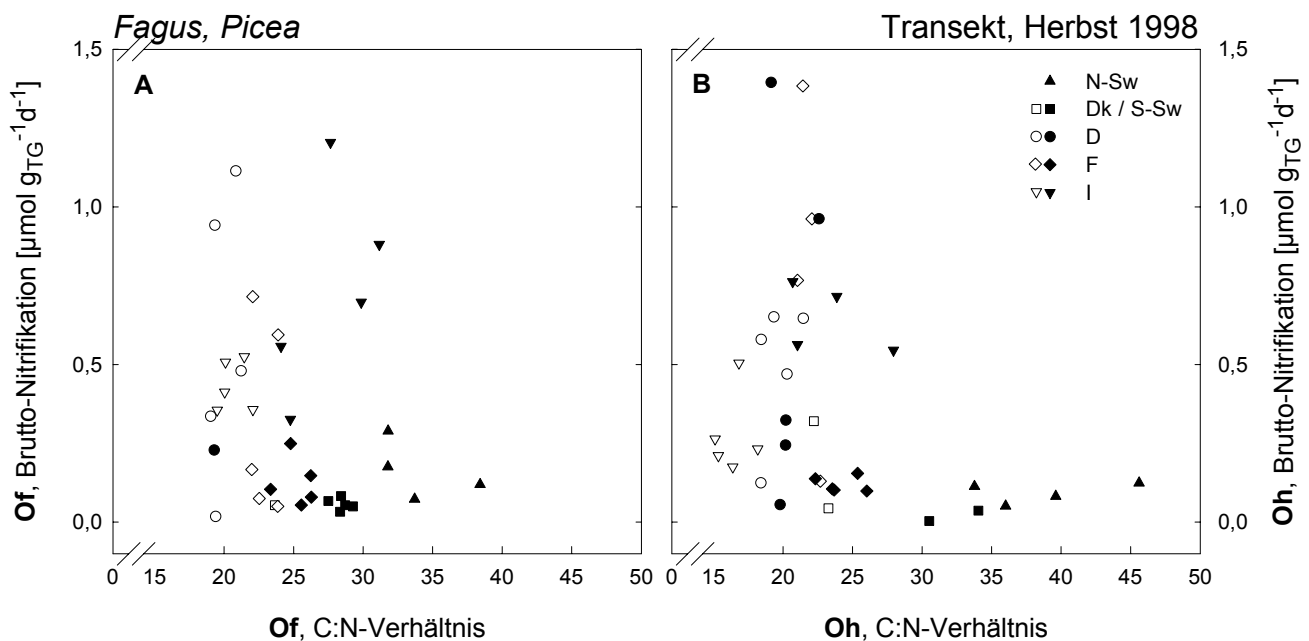


Abb. 5.6-12: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit vom C:N-Verhältnis des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv im Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Gezeigt sind die Einzelwerte der Standorte, $n = 5$.

Die Brutto-Nitrifikation war auf den Standorten des Europa-Transektiv nicht mit der Konzentration der basischen Kationen Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium in der Humusaufgabe korreliert (Abb. 5.6-13). Die Standorte lassen sich in zwei Gruppen trennen: Die beiden italienischen Standorte, die weniger saure pH-Werte aufwiesen als die übrigen Standorte, waren in der Humusaufgabe besser mit basischen Kationen versorgt als die übrigen Standorte. Dieser Befund stimmt auch mit den Ergebnissen von PERSSON et al. (2000b) überein, wonach sowohl die Basensättigung als auch die Konzentration der austauschbaren basischen Kationen im Humus der italienischen Standorte höher war als in den nördlicheren Standorten. Die mittel- und nordeuropäischen Fichtenstandorte zeigen mit steigender Kationenkonzentration eine Zunahme der Brutto-Nitrifikation. Die mitteleuropäischen Buchenstandorte weisen dagegen sowohl hohe als auch niedrige Nitrifikationsraten auf, die Kationenversorgung scheint demnach nicht limitierend auf die Brutto-Nitrifikation zu wirken.

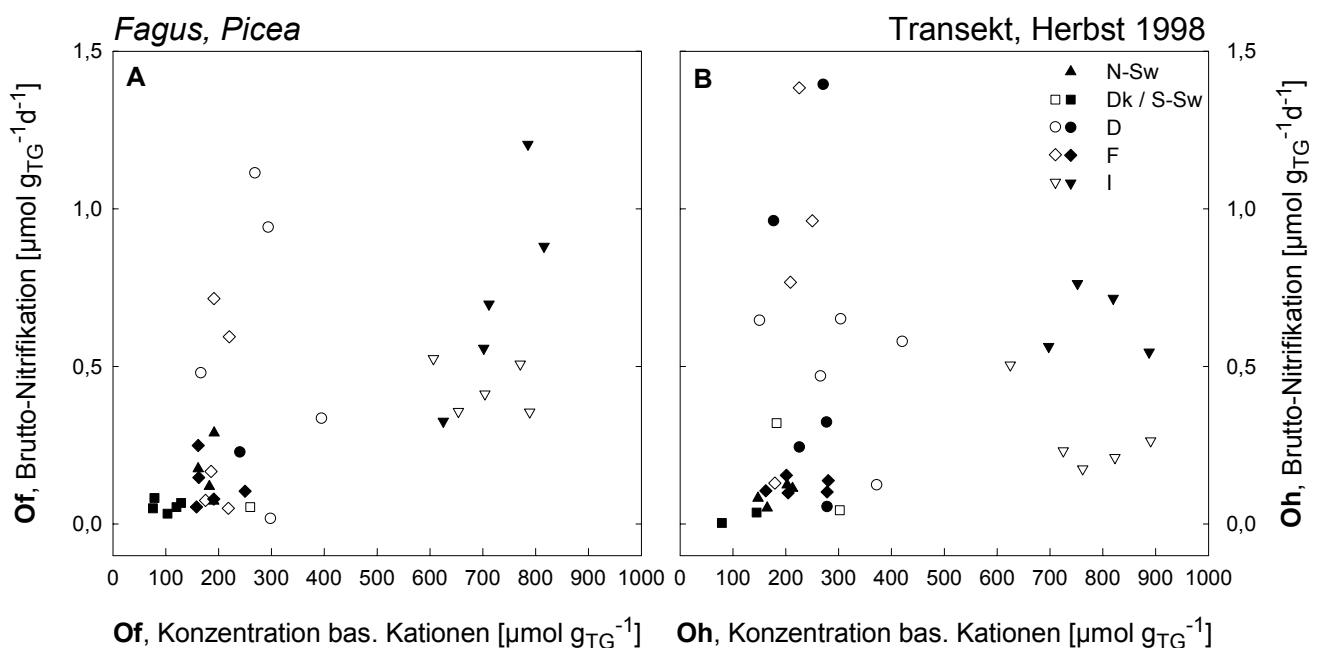


Abb. 5.6-13: Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit von der Konzentration basischer Kationen (Ca+K+Mg+Na) des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv im Herbst 1998. Die offenen Symbole kennzeichnen die Buchenstandorte, die geschlossenen Symbole die Fichtenstandorte. Gezeigt sind die Einzelwerte der Standorte, $n = 5$.

Die Gesamt-N-Deposition, scheint sich nicht auf die Brutto-Nitrifikationsraten auszuwirken (Abb. 5.6-14). Bei der niedrigsten und auch bei der höchsten N-Deposition treten sowohl hohe als auch niedrige Brutto-Nitrifikationsraten auf, unabhängig von der Baumart oder Jahreszeit. Dieses Ergebnis überrascht, da die Stickstoff hauptsächlich als Ammonium und Nitrat deponiert wird und somit zu einer erhöhten Verfügbarkeit von Ammonium und Nitrat im Boden führt. Allerdings gilt es zu beachten, daß mit der Betrachtung der Gesamt-N-Deposition unklar bleibt, wie groß der Anteil an Ammonium und Nitrat, der den Boden erreicht, tatsächlich ist.

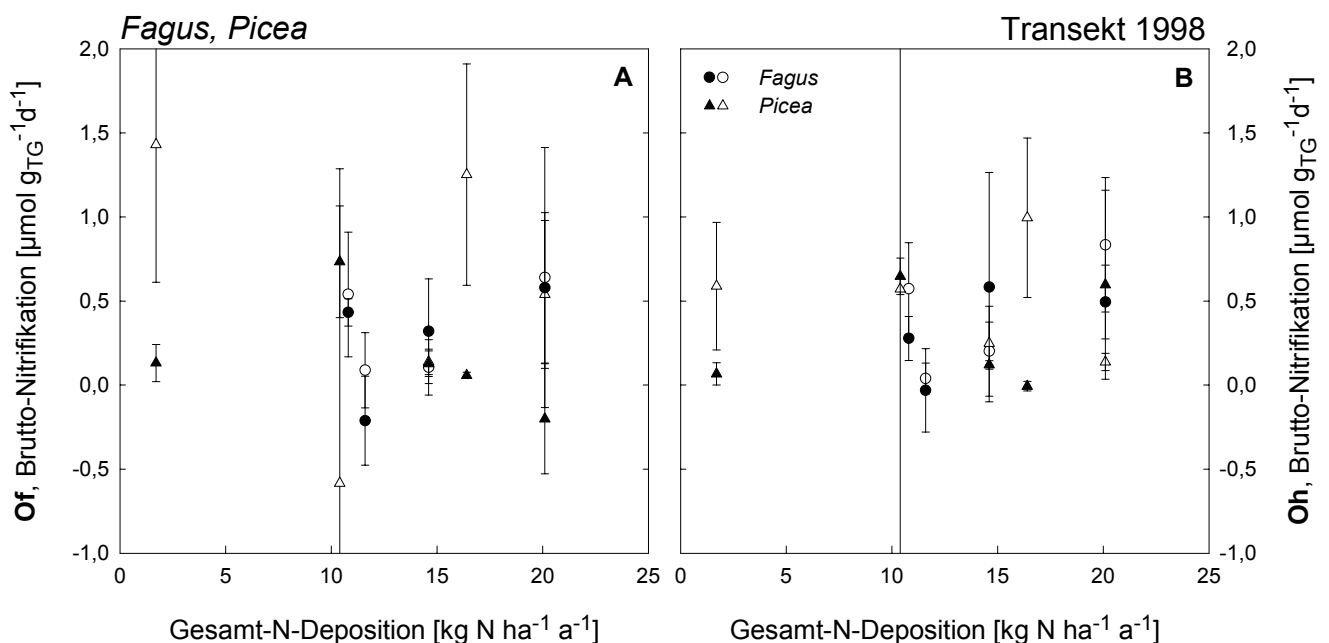


Abb. 5.6-14: Brutto-Nitrifikation des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv in Abhängigkeit von der Gesamt-N-Deposition (Mittel über den Zeitraum 1993-1997; Quelle: Persson et al. 2000a). Die offenen Symbole kennzeichnen die Brutto- Nitrifikation im Sommer, die geschlossenen Symbole im Herbst 1998. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Für die Netto-Nitrifikation wurde im Fichtelgebirge in saurer Nadelstreu eine Optimum-Temperatur von ca. 20-25 °C ermittelt (FRANK 1996). Bis zu dieser Temperatur war ein steiler Anstieg der Netto-Nitrifikation zu beobachten. Ein ähnlicher Zusammenhang kann auch für die Brutto-Nitrifikation angenommen werden. Die tatsächlich gemessenen Brutto-Nitrifikationsraten variierten jedoch so stark, daß eine Beziehung zwischen der Temperatur,

bei der die Proben für die Messung der Brutto-Umsatzraten von Ammonium und Nitrat 24 Stunden inkubiert wurden, nicht hergestellt werden konnte (Abb. 5.6-15). Abgesehen von dieser starken Streuung stellte das Fehlen von Temperaturdaten des Jahres 1998 an den Standorten in Frankreich und Dänemark, die für die Darstellung in Abb. 5.6-15 aus Daten früherer Jahre berechnet wurden, ein weiteres Problem dar.

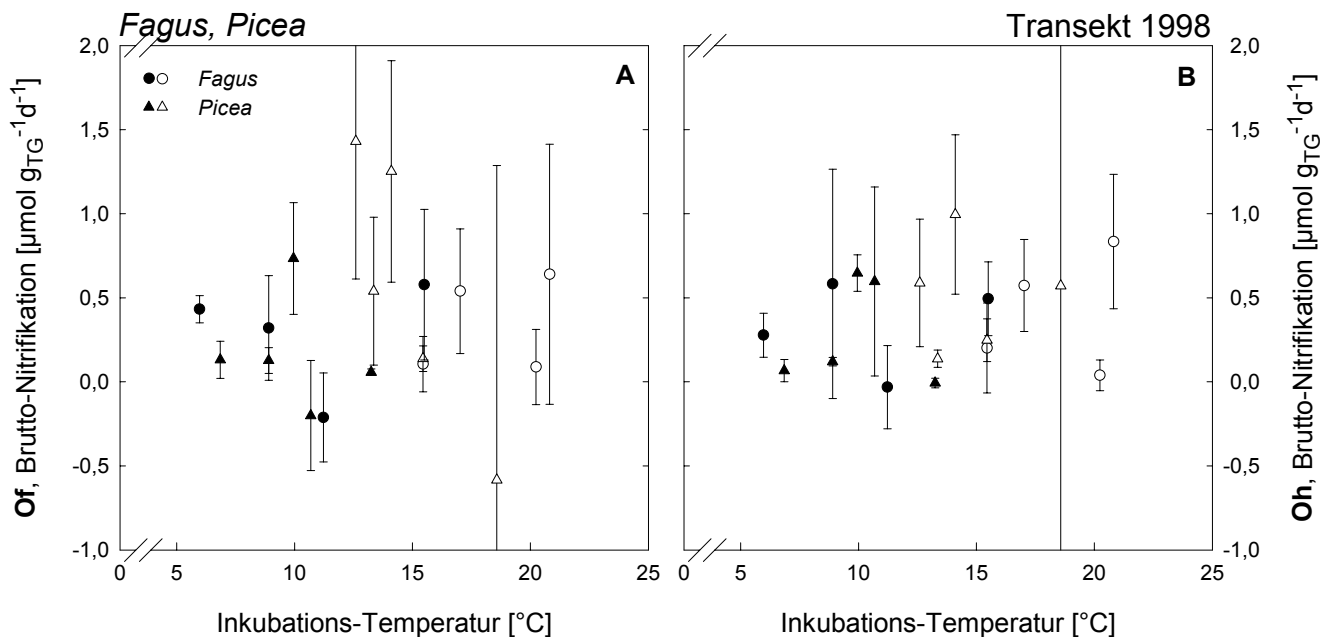


Abb. 5.6-15: Brutto- Nitrifikation des Of-Horizonts (A) und Oh-Horizonts (B) der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Europa-Transektiv in Abhängigkeit von Temperatur während der eintägigen Inkubation (Quelle der Temperaturdaten: N-Sw: Vindeln Experimental Forest, SLU, S-Sw: Mellby, SLU; D: BITOEK, I: CANIF-Datenbank, F + Dk: für 1998 keine Daten vorhanden, daher Mittel der verfügbaren Daten des gleichen Zeitraumes, für F von 1992-1995, für Dk von 1996-1997 berechnet). Die offenen Symbole kennzeichnen die Brutto- Nitrifikation im Sommer, die geschlossenen Symbole im Herbst 1998. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Die höchsten Brutto-Nitrifikationsraten wurden jeweils bei einer mittleren Temperatur von etwa 12-14 °C gemessen, allerdings begleitet von einer starken Streuung. Niedrige positive Brutto-Nitrifikation trat sowohl bei niedriger Temperatur (5-7 °C) als auch bei mittlerer Temperatur (12-14 °C) auf.

5.6.3 Einflüsse auf Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation

Wie schon für das Fichtelgebirge (vgl. Kap. 5.3) konnten auch auf den untersuchten Standorten des Nord-Süd-Transektes die erwarteten Substrat-Produkt-Beziehungen von Ammonium bzw. Nitrat und den N-Umsatzraten gezeigt werden. Die Untersuchung verschiedener Parameter, die möglicherweise auf Mineralisation bzw. Nitrifikation wirken, lieferte - im Gegensatz zum Fichtelgebirge - häufig ähnliche Befunde für die beiden Humushorizonte Of und Oh der Transektstandorte.

Entgegen der Erwartung waren Bodenwassergehalt, N-Deposition und Inkubationstemperatur weder mit der Brutto-Mineralisation noch mit der Brutto-Nitrifikation korreliert. Zwischen C:N-Verhältnis und Brutto-Mineralisation bzw. Brutto-Nitrifikation scheinen für die Transektstandorte keine starken Zusammenhänge zu bestehen, obgleich sich anhand der Regressionsanalyse z. T. signifikante Unterschiede zwischen Buchen- und Fichtenstandorten feststellen lassen. Vielmehr scheinen Schwellenwerte aufzutreten, bis diese erreicht sind, sind Mineralisation und Nitrifikation eher unabhängig vom C:N-Verhältnis, sind die Schwellenwerte überschritten, sinken die N-Umsätze mit steigendem C:N-Verhältnis.

Die Verfügbarkeit basischer Kationen wirkt bei Buchenstandorten anders als bei Fichtenstandorten auf die Brutto-Mineralisation: Bei den Fichtenstandorten erhöhte sich die Brutto-Mineralisation in beiden Humushorizonten mit zunehmender Kationenkonzentration. Bei den Buchenstandorten dagegen schien eine gute Kationenversorgung die Brutto-Mineralisation eher negativ zu beeinflussen, dieser Zusammenhang wird jedoch stark von dem italienischen Buchenstandort auf basischem Ausgangsgestein, der ähnliche Raten wie die übrigen Buchenstandorte aufweist, beeinflusst. Die Kationenkonzentration schien die Höhe der Brutto-Nitrifikation im Gegensatz zur Mineralisation nicht zu beeinflussen. Die allgemein postulierte pH-Abhängigkeit der Nitrifikation konnte nur im Oh-Horizont der Fichtenstandorte gezeigt werden. Im Of-Horizont schien der pH-Wert für die Nitrifikationsaktivität nicht von Bedeutung zu sein.

5.7 Vergleich der N-Umsatzraten von Buchen- und Fichtenwäldern

Die Darstellung der Brutto-Umsatzraten von Ammonium der Buchen- im Vergleich zu den Fichtenwäldern in der gleichen Region (Abb. 5.7-1) zeigt, daß abgesehen von Italien auf dem Transekt die Buchenstandorte sowohl im Sommer als auch im Herbst höhere Brutto-Umsatzraten in der Humusaufgabe aufwiesen als die Fichtenstandorte.

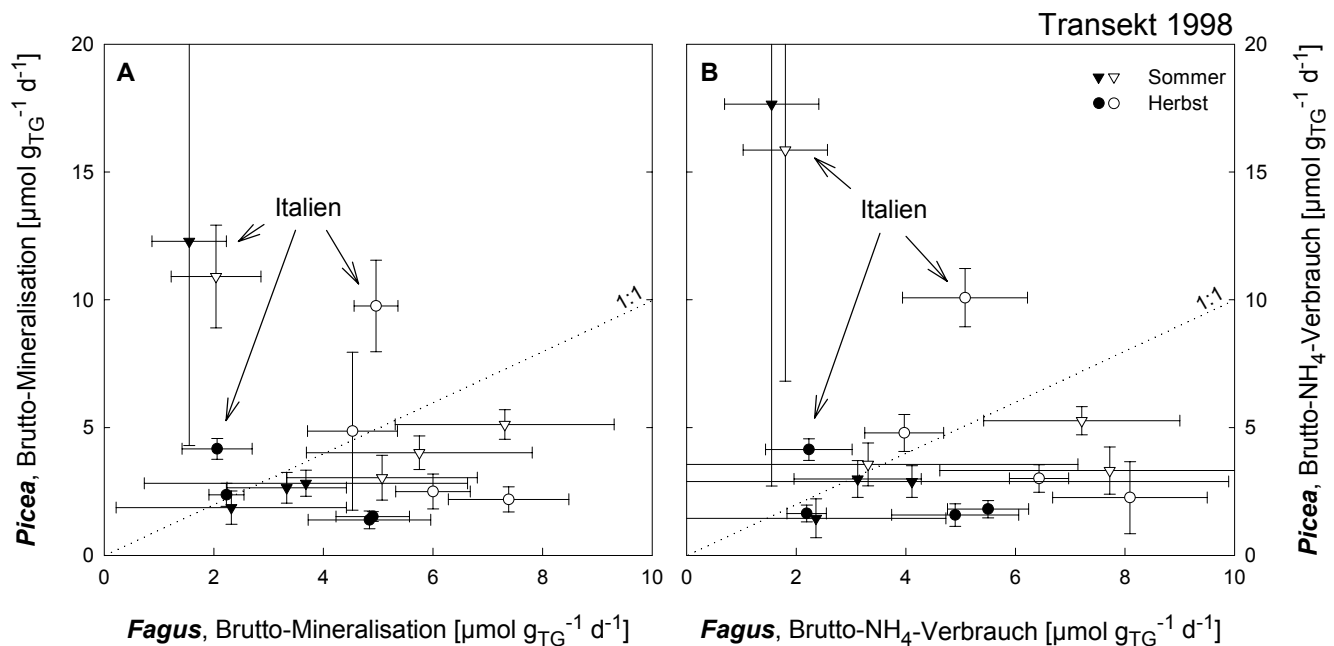


Abb. 5.7-1: Vergleich der Brutto-Mineralisation (A) und des Brutto-NH₄-Verbrauchs (B) in der organischen Auflage der Buchenstandorte mit den Fichtenstandorten der gleichen Region. Die offenen Symbole geben die Of-Lage, die geschlossenen Symbole die Oh-Lage an. Dargestellt sind jeweils Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Dieser Befund ist im Of-Horizont stärker ausgeprägt als im Oh-Horizont. Im weitgehend humifizierten Oh-Horizont spielt die Baumart für die Brutto-Mineralisation demnach eine untergeordnete Rolle. Im Of-Horizont dagegen ist die Art der abzubauenden Streu von entscheidender Bedeutung für die Brutto-Mineralisation. Hier macht sich anscheinend der größere Lignin- und Phenolgehalt der Fichtenstreu im Vergleich zur Buchenstreu bemerkbar. Die italienischen Standorte (s.Abb. 5.7-1) bilden eine Ausnahme; dies kann einerseits durch die besonders hohe Variabilität der Brutto-Umsatzraten im Fichtenstandort, andererseits durch die bessere Versorgung mit Phosphor und basischen Kationen erklärt werden. Bedingt ist diese gute Versorgung wahrscheinlich durch die Tatsache, daß es sich bei dem italienischen Fichtenstandort um einen aufgeforsteten Ackerstandort handelt.

Bei den Brutto-Umsatzraten von Nitrat liegt die Situation anders (Abb. 5.7-2). Hier liegen die meisten Standorte auf oder in der Nähe der 1:1-Linie - abgesehen von Italien und Südschweden (jeweils im Sommer) und Standorten, die negative Umsatzraten aufwiesen.

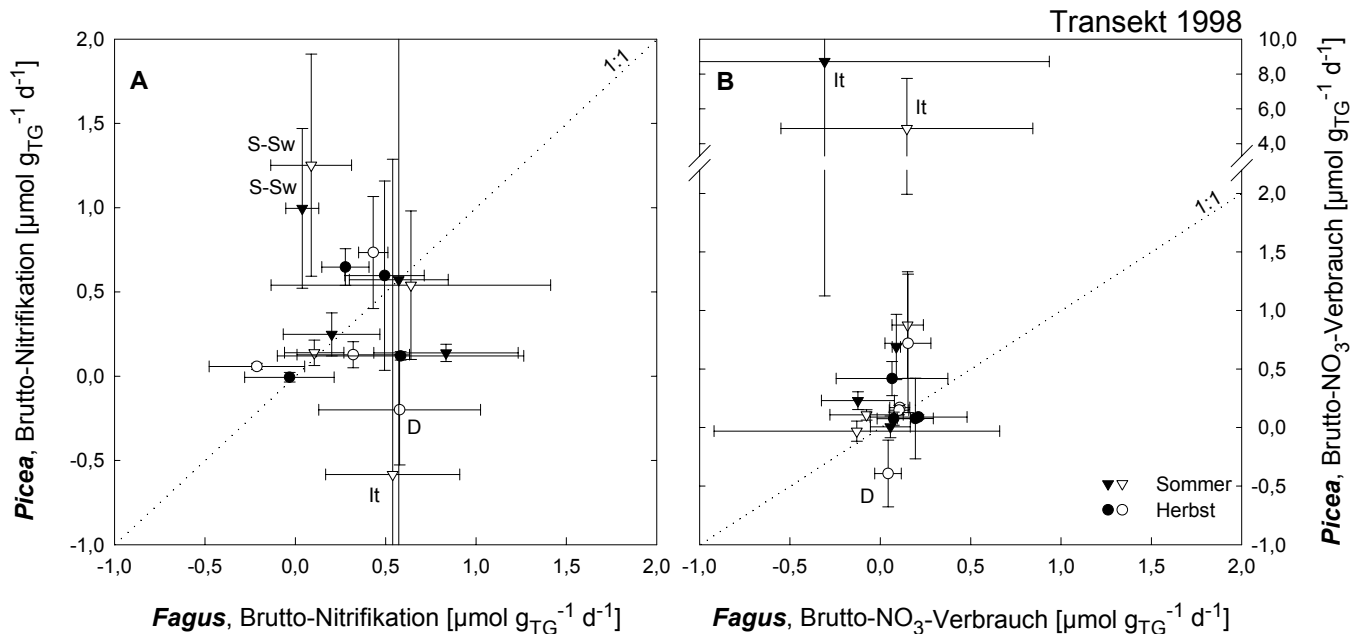


Abb. 5.7-2: Vergleich der Brutto-Nitrifikation (A) und des Brutto-NO₃-Verbrauchs (B) in der organischen Auflage der Buchenstandorte mit den Fichtenstandorten der gleichen Region. Offene Symbole kennzeichnen die Of-Lage, geschlossene Symbole die Oh-Lage. Dargestellt sind jeweils Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Das bedeutet, daß sowohl im Sommer als auch im Herbst die Brutto-Umsatzraten von Nitrat in den Humusaufgaben von Buchen- und Fichtenwäldern etwa gleich sind. Ein Unterschied zwischen den beiden Humushorizonten ist nicht erkennbar. Der unterschiedliche Zersetzungsgrad der Streu und auch die Art der Streu scheint demnach für die Brutto-Nitrifikation keine große Rolle zu spielen. PERSSON et al. (2000a) fanden bei der Untersuchung der gleichen Standorte wie in der vorliegenden Arbeit generell höhere Netto-Mineralisation und Netto-Nitrifikation in den Buchen- als in den Fichtenstandorten der gleichen Region. Dieses Ergebnis kann mit der Quantifizierung der Brutto-Umsatzraten nur für die Brutto-Umsatzraten von Ammonium, nicht jedoch für Nitrat bestätigt werden.

Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Buchen – und Fichtenstandorte unterschieden sich nicht im Einfluß verschiedener Parameter auf die Brutto-Nitrifikation (Tab. 5.7-1).

Tab. 5.7-1: Vergleich der Buchen- und Fichtenstandorte des europäischen Transekts im Hinblick auf die Korrelation von Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation mit einigen Einflußfaktoren.

neg. korr.: signifikant negativ korreliert, pos. korr.: signifikant positiv korreliert, n.s.: nicht signifikant

Parameter	<i>Fagus</i>		<i>Picea</i>	
	Of	Oh	Of	Oh
	Brutto-Mineralisation			
Wassergehalt		kein Unterschied		
C:N-Verhältnis	nicht korr.	pos. korr.	nicht korr.	neg. korr.
Gesamt-N-Konz.		kein Unterschied		
P-Konzentration	neg. korr.	neg. korr. (n.s.)	pos. korr.	pos. korr. (n.s.)
bas. Kationen	neg. korr.	neg. korr.	pos. korr.	pos. korr.
	Brutto-Nitrifikation			
Wassergehalt		kein Unterschied		
pH-Wert		kein Unterschied		
C:N-Verhältnis		kein Unterschied		
Gesamt-N-Konz.		kein Unterschied		
P-Konzentration		kein Unterschied		
bas. Kationen		kein Unterschied		

Die Konzentrationen an Phosphor und an basischen Kationen wirkten auf die Brutto-Mineralisation der Buchenstandorte anders als auf die der Fichtenstandorte. Diese beiden Einflußfaktoren führten im Of-Horizont zu gleichen Korrelationen wie im Oh-Horizont. Das C:N-Verhältnis hatte im Oh-Horizont der Buchen- und Fichtenstandorte unterschiedliche Wirkung auf die Brutto-Mineralisation, im Of-Horizont dagegen trat keine Korrelation auf. Der verschiedene Grad der Streuzersetzung in der Of- im Vergleich zur Oh-Lage könnte diese Unterschiede zumindest teilweise bedingen.

5.8 Vergleich der N-Umsatzraten kontinental – regional

Die Auftragung der Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation in Abhängigkeit vom Breitengrad schließt neben den Standorten des CANIF-Transekts auch die zusätzlichen Standorte im Fichtelgebirge mit ein (Abb. 5.8-1). Ein möglicherweise auftretender kontinentaler Gradient wird größtenteils durch die hohe standörtliche Variabilität überdeckt. Lediglich die Brutto-Mineralisation in der organischen Auflage der Fichtenstandorte scheint von Süden nach Norden hin abzunehmen.

Die Fichtelgebirgsstandorte decken eine ebenso große Spannbreite in den Brutto-Mineralisations- und –Nitrifikationsraten ab wie die Standorte entlang des Transekts – abgesehen vom italienischen Fichtenstandort Monte di Mezzo. Die regionale Variabilität der Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation ist demnach ebenso groß wie die kontinentale.

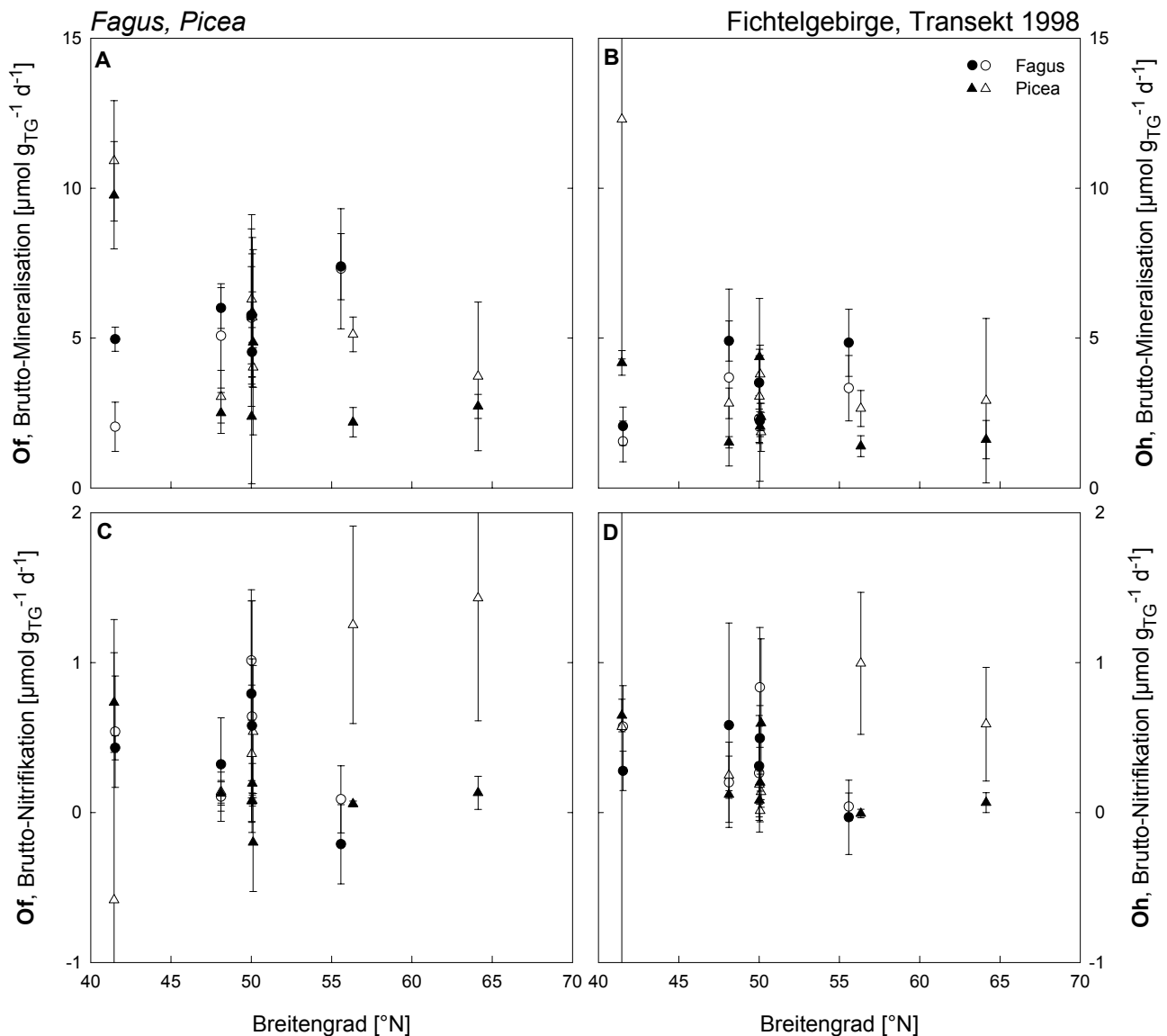


Abb. 5.8-1: Brutto-Mineralisation (A+B) und Brutto-Nitrifikation (C+D) in der organischen Auflage der Buchen- und Fichtenstandorte des CANIF-Transekts und des Fichtelgebirges in Abhängigkeit von der geographischen Breite. Die offenen Symbole kennzeichnen die Daten vom Sommer, die geschlossenen Symbole die Daten vom Herbst 1998. Gezeigt sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Unterstützt wird dieser Befund durch die Auftragung in Abb. 5.8-2, die die über die Jahreszeiten gemittelte Standardabweichung eines einzelnen Standorts – hier der Fichtenstandort Weidenbrunnen - im Vergleich zu allen Standorten im Fichtelgebirge bzw. des Transekts zeigt. Die Variabilität der N-Umsatzraten kann innerhalb eines Standorts ebenso groß sein wie die Variabilität der untersuchten Fichtelgebirgs- oder Transekt-Standorte.

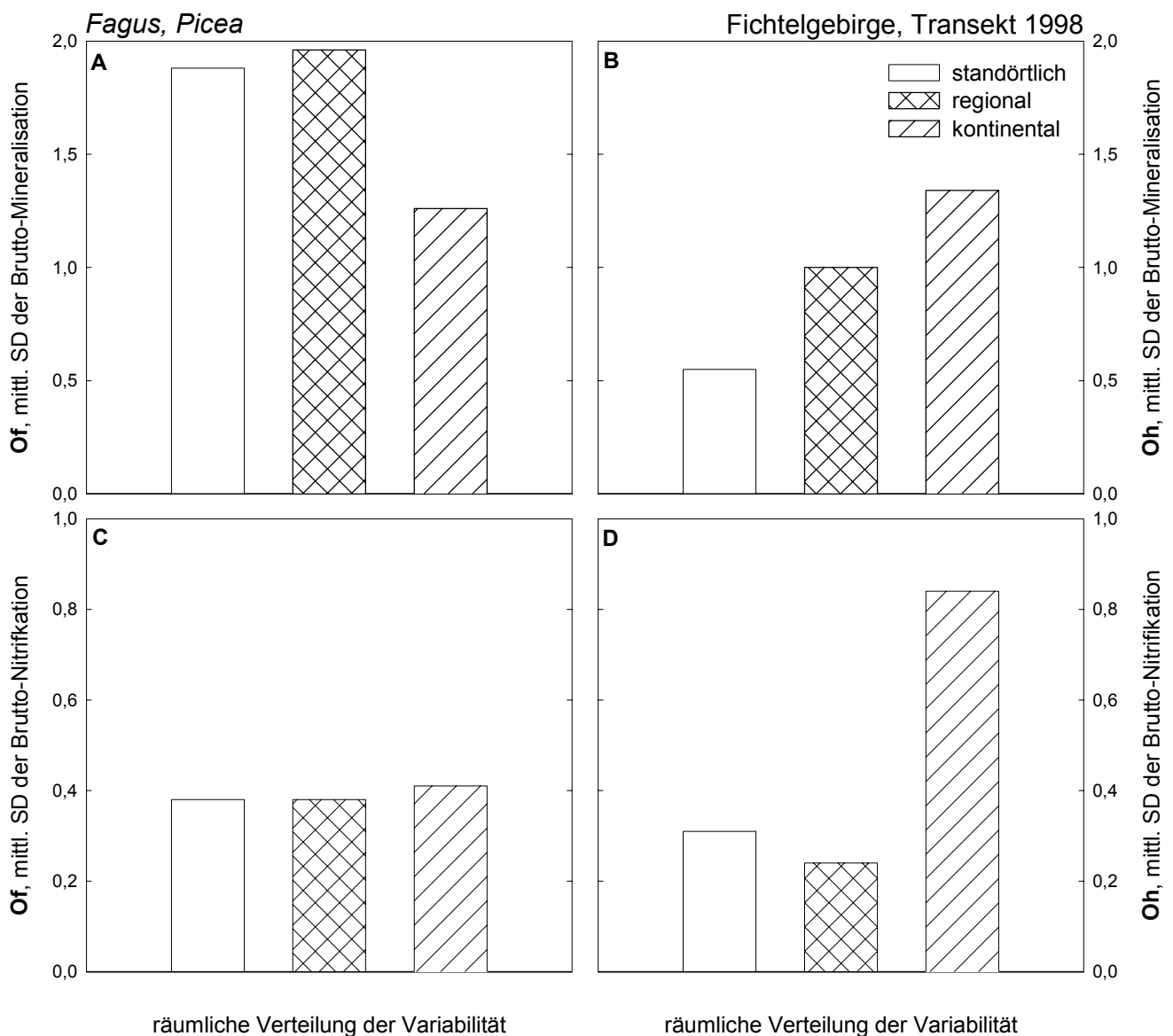


Abb. 5.8-2: Mittlere Standardabweichung der Brutto-Mineralisation (A+B) und Brutto-Nitrifikation (C+D) in der organischen Auflage der Buchen- und Fichtenstandorte des europäischen Transekts und des Fichtelgebirges in Abhängigkeit von der räumlichen Variabilität. Dargestellt sind Mittelwerte der Standardabweichung [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$], $n \geq 10$.

BAUER (1998) erhielt bei einer Untersuchung des Stickstoffhaushalts von Buchen- und Fichtenwäldern im Fichtelgebirge und auch auf dem europäischen Nord-Süd-Transekt ähnliche Ergebnisse. Das deutet darauf hin, daß es nicht so sehr klimatische Bedingungen sind, die die Höhe der Brutto-Umsatzraten bestimmen, sondern vielmehr Faktoren, die sehr kleinräumig variieren können, wie z. B. die Streuqualität oder die Nährstoffversorgung.

5.9 N-Kreislauf der Standorte des Transekts und des Fichtelgebirges im Vergleich

Das Verhältnis von Brutto-Nitrifikation zu Brutto-NO₃-Verbrauch gibt Aufschluß darüber, ob der N-Kreislauf in den Humusauflagen der untersuchten Standorte geschlossen ist. Wird mehr Nitrat produziert als verbraucht, ist das Verhältnis größer als 1, der Kreislauf ist also in der Humusaufgabe nicht geschlossen. Tab. 5.9-1 zeigt das Verhältnis Brutto-Nitrifikations- zu Brutto-NO₃-Verbrauchsrate der untersuchten Standorte, für die Berechnung wurden die jeweiligen Raten des Of- und Oh-Horizonts addiert.

Tab. 5.9-1: Verhältnis von Brutto-Nitrifikation zu Brutto-NO₃-Verbrauch in den Humusaufgaben (Summe aus Of + Oh) der untersuchten Buchen- und Fichtenstandorte des europäischen Transekts und im Fichtelgebirge im Sommer und Herbst 1998. Angegeben sind Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Transekt: Buchenstandorte: Dk, D (SCH), F und I, Fichtenstandorte: N-Sw, S-Sw, D (WB), F und I.
Fichtelgebirge: Buchenstandort: D (FRL), Fichtenstandorte: D (HL), D (RP).

Standorte	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>
		Sommer
N-Sw		0,94 \pm 0,19
S-Sw/DK	1,54 \pm 2,58	1,34 \pm 0,42
D (SCH / WB)	21,2 \pm 26,5	13,4 \pm 10,4
D (FRL / HL)	3,44 \pm 2,15	0,51 \pm 0,27
D (RP)		2,50 \pm 1,35
F	8,48 \pm 6,82	1,14 \pm 0,38
I	5,68 \pm 7,12	0,66 \pm 1,04
		Herbst
N-Sw		0,33 \pm 0,12
S-Sw/DK	0,99 \pm 0,74	0,28 \pm 0,12
D (SCH / WB)	4,21 \pm 2,27	1,71 \pm 1,64
D (FRL / HL)	6,82 \pm 1,18	0,73 \pm 0,05
D (RP)		0,39 \pm 0,32
F	13,8 \pm 22,1	1,02 \pm 0,22
I	2,68 \pm 2,25	1,68 \pm 1,37

In den Buchenstandorten ist das Verhältnis lediglich im dänischen Standort ausgeglichen, bei allen übrigen Standorten übersteigt die Nitratproduktion den Nitratverbrauch z. T. erheblich, der N-Kreislauf ist demnach offen. Bei den Fichtenstandorten ist – besonders im Herbst – der Verbrauch von Nitrat meist größer als die Produktion. Vor allem die deutschen Fichtenstandorte Weidenbrunnen (WB) und Rainungsplatz (RP) sind durch einen z. T. deutlichen Nitratüberschuß gekennzeichnet.

6 Diskussion

6.1 Methodik

Isotopenverdünnungsmethode:

In der vorliegenden Arbeit wurde die Isotopenverdünnungsmethode zur Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Ammonium und Nitrat verwendet. Der Hintergrund und die Methodik der Isotopenverdünnung wurden in Kap. 2 ausführlich beschrieben. Dort wurde auch auf den möglichen Düngeeffekt bei der Bestimmung der Brutto-Verbrauchsdaten von Ammonium und Nitrat durch die Zugabe von ^{15}N in der Markierungslösung als Substrat des zu untersuchenden Prozesses hingewiesen. Für die Ermittlung der Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation ist die ^{15}N -Zugabe ohne Bedeutung, da hier das Produkt des Prozesses, der bestimmt werden soll, zugegeben wird.

Die Zugabe an ^{15}N in der Markierungslösung betrug $4\text{ }\mu\text{mol N}$ pro Bodenprobe (vgl. Kap. 3.1). Bei einem durchschnittlichen Trockengewicht von 25 g pro Probe entspricht dies etwa $20\text{ }\%$ der geringsten und weniger als $2\text{ }\%$ der höchsten gemessenen natürlichen Ammoniumkonzentration der untersuchten Standorte. Bei Nitrat wurde der vorhandene Nitratpool im Boden bei den Standorten mit den niedrigsten Nitratkonzentrationen um bis zu $100\text{ }\%$, bei den höchsten Nitratkonzentrationen um etwa $1\text{ }\%$ erhöht. TIETEMA & WESSEL (1992) empfehlen eine Konzentration der Markierungslösung von maximal $5\text{ }\%$ der natürlichen N-Konzentration des zu untersuchenden Bodens, DAVIDSON et al. (1991) gaben in ihrer Untersuchung einer Bodenprobe von 100 g Trockengewicht $12\text{ }\mu\text{mol }^{15}\text{N}$ zu, was einem Anteil von etwa $30\text{ }\%$ des natürlichen Nitratpools entsprach. Die typischen Nitratkonzentrationen der vorliegenden Untersuchung lagen bei etwa $0.5 - 1\text{ }\mu\text{mol N g}_{\text{TG}}^{-1}$, die Zugabe von $4\text{ }\mu\text{mol }^{15}\text{N}$ entspricht damit einer Erhöhung des natürlichen Nitratpools um $15-30\text{ }\%$. Dies hat zur Folge, daß die gemessenen Brutto- NO_3 -Verbrauchsdaten vermutlich überschätzt wurden, was sich auf das Verhältnis von Brutto-Nitrifikation zu Brutto- NO_3 -Verbrauch auswirkt. Allerdings muß auch in Betracht gezogen werden, daß die Markierung der Bodenproben meist auf den Standorten selbst durchgeführt wurde, und die für alle Standorte standardisierte Markierungslösung die Durchführung der Untersuchungen erleichterte. Dennoch ändert die Überschätzung des Verbrauchs nichts an der ökologischen Schlußfolgerung (Produktion > Verbrauch), sondern führt zu einer eher vorsichtigen Bewertung.

Probenahme:

Die Of- und Oh-Horizonte mancher Standorte waren sehr gering entwickelt (vgl. Tab. 4-1 und 4-2). Daher mußten z. T. größere Flächen der organischen Auflage abgetragen werden, um genügend Material für die Bestimmung der Brutto- und Nettoumsatzraten zu erhalten. Dies war unproblematisch, da in der vorliegenden Arbeit die Verwendung gesiebter Bodenproben gewählt wurde (vgl. Kap. 3.1). Ungestörte Bodenproben, wie man sie z. B. durch eine Probenahme mit Hilfe von Stechzylindern erhält, spiegeln zwar die natürlichen Verhältnisse im Boden besser wider als gesiebte, sind aber für die Bestimmung von Bruttoumsatzraten von Ammonium und Nitrat nachteilig. Neben der Limitierung durch das feste Volumen der Stechzylinder stellt die Inhomogenität der organischen Auflage vor allem hinsichtlich der N-Konzentrationen und der paarweisen Probenahme für die Isotopenverdünnung ein großes Problem dar. Ein Zapfen oder eine Wurzel können auch bei nahe nebeneinanderliegenden Stechzylindern signifikant unterschiedliche Ausgangsbedingungen erzeugen. Wenn sich ein Probenpaar zu sehr in den Anfangsbedingungen unterscheidet, ist eine sichere Bestimmung der N-Umsatzraten nicht gewährleistet. Außerdem ist die homogene Verteilung der ^{15}N -Markierung, eine wichtige Voraussetzung für die Anwendung der Isotopenverdünnung (TIETEMA & WESSEL 1992), in ungestörten Bodenproben weitaus schwieriger als in gesiebten Proben. Aus diesen Gründen wurden in der vorliegenden Arbeit feldfrisch gesiebte Bodenproben verwendet.

PERSSON et al. (2000a) untersuchten den Effekt des Siebens auf die Nettomineralisation auf einem Teil der in der vorliegenden Arbeit beprobten Standorte. Die Autoren konnten beim Vergleich von gesiebten und ungestörten Bodenproben keinen signifikanten Unterschied in den Nettomineralisationsraten feststellen. Es zeigte sich lediglich eine Tendenz zu geringerer Nettomineralisation in gesiebten Proben, die durch das Entfernen von Wurzeln und Mykorrhiza, die beim Absterben als mögliche leicht verfügbare C- und N-Quellen dienen, erklärt wurde. Dieser Befund rechtfertigt die Verwendung von gesiebten Bodenproben zur Bestimmung der N-Umsatzraten.

Diffusion:

Mit Hilfe der Diffusion der Bodenextrakte, die aus den markierten Bodenproben hergestellt wurden (vgl. Kap. 3.1), wurden Ammonium und Nitrat getrennt, so daß das Isotopenverhältnis von Ammonium und das von Nitrat getrennt bestimmt werden können. Die Kenntnis der Isotopenverhältnisse ist für die Berechnung der Bruttoumsatzraten notwendig (vgl. Kap. 2.1).

Zur Bestimmung des Isotopenverhältnisses von Nitrat wurde die Differenz-Diffusion (SAGHIR et al. 1993) gewählt, das Isotopenverhältnis von Nitrat wird hierbei indirekt ermittelt, das bedeutet, zur Bestimmung des $^{15}\text{N-NO}_3$ ist es nicht notwendig, das Ammonium vorher vollständig aus der Probe zu entfernen (vgl. Kap. 3.5.1). Dazu wird $^{15}\text{N-NH}_4$ und $^{15}\text{N-NH}_4+\text{NO}_3$ ermittelt und aus der Differenz zwischen beiden wird $^{15}\text{N-NO}_3$ errechnet. Der Vorteil dieser Differenz-Diffusion ist, daß auch bei Nitrat-armen Standorten genügend N in den Diffusionsproben enthalten ist, um die Bestimmung der Isotopenverhältnisse zu gewährleisten. Außerdem wirkt sich der Unterschied in den Isotopenverhältnissen von Ammonium und Nitrat, der gegeben ist, da die Proben nur entweder mit $^{15}\text{N-NH}_4$ oder $^{15}\text{N-NO}_3$ markiert wurden, bei dieser Methode nicht aus. Der Nachteil der Methode ist der analytische Aufwand. Es sind viele einzelne Schritte in der Aufarbeitung und der Messung der Proben nötig. Auftretende Meßfehler summieren sich dabei, demnach ist auch die Bestimmung des $^{15}\text{N-NO}_3$ mit einer Ungenauigkeit behaftet, die aber schwer quantifizierbar ist, da sich in jeder Probe individuelle Fehler addieren.

Negative Bruttoumsatzraten:

Sowohl im Fichtelgebirge (Abb. 5.1-4, 5.1-5) als auch auf dem europäischen Transekt (Abb. 5.4-4, 5.4-5) traten negative Brutto-Nitrifikations- und Brutto- NO_3 -Verbrauchsraten auf, was per Definition nicht sinnvoll ist. TIETEMA & WESSEL (1992) führten dieses von ihnen ebenfalls beobachtete Phänomen auf einen Anstieg an $^{15}\text{N-NO}_3$ während des Experiments zurück, verursacht durch eine fehlerhafte Nitratkonzentration. In der vorliegenden Untersuchung werden die berechneten Raten negativ, wenn $^{15}\text{N-NO}_3$ sich während des Inkubationszeitraumes erhöht oder wenn der Unterschied zwischen $^{15}\text{N-NO}_3$ zu Beginn und am Ende der Inkubation gering ist und die Nitratkonzentration am Anfang höher ist als am Ende, also ein großer Teil des Nitrats während der Inkubation verbraucht wurde. Hier machen sich Meßungenauigkeiten sehr stark bemerkbar.

Ein Anstieg von $^{15}\text{N-NO}_3$ während der Inkubation könnte auftreten, wenn die abiotische Bindung von ^{15}N zur Zeit der t_0 -Extraktion abgeschlossen ist und während der Inkubation sich diese Bindung löst, ^{15}N also freigesetzt wird (vgl. Kap. 2.1.1). Versuche von DAVIDSON et al. (1991) deuten zwar darauf hin, daß die abiotische Bindung während der Inkubation stabil bleibt, ungeklärt ist jedoch, ob dies für alle Böden und alle Versuchsbedingungen gilt, dazu wären weitere Untersuchungen nötig. Für die vorliegende Arbeit bleibt dies eine mögliche Ursache des Auftretens negativer Umsatzraten. Insgesamt waren weniger als 20 % aller be-

stimmten Bruttoumsatzraten von Nitrat negativ, eine verlässliche Aussage zum N-Kreislauf der Standorte ist also dennoch möglich.

6.2 Brutto- und Nettoumsatzraten im Vergleich

Die Bestimmung der Brutto-Umsatzraten von Ammonium und Nitrat lieferte im Fichtelgebirge vergleichbare Werte wie auf den Standorten des europäischen Transekts. Die gemessene Brutto-Mineralisation (Tab. 6.2-1) war mit der anderer Autoren vergleichbar, die die organische Auflage von Waldböden untersuchten. TIETEMA (1998) gibt für Nadelwälder in Mittel- und Nordwesteuropa eine Brutto-Mineralisation von $1.1 - 2 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$, einen Brutto-NH₄-Verbrauch von $0.7 - 1.3 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$, eine Brutto-Nitrifikation von $0.01 - 0.05 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ und einen Brutto-NO₃-Verbrauch von $0 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ an. MERILÄ et al. (2002) bestimmten Brutto-Mineralisationsraten von etwa $1.4 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ in borealen Fichtenwäldern, in Laubmischwäldern wurden von FISK & FAHEY (2001) Brutto-Mineralisationsraten von etwa $1.1 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ und Brutto-NH₄-Verbrauchsrate von etwa $1.5 \mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$ gemessen.

Tab. 6.2-1: Minimum und Maximum der gemessenen Mittelwerte der Bruttoumsatzraten in den Humusaufgaben aller untersuchten Standorte. Angaben in $\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$.

		Brutto-Mineralisation		Brutto-NH ₄ -Verbrauch	
		Of	Oh	Of	Oh
Fagus	Sommer	2,0 - 7,3	1,6 - 3,7	1,8 - 7,7	1,6 - 4,1
	Herbst	4,5 - 7,4	2,1 - 4,9	4,0 - 8,1	2,2 - 5,5
Picea	Sommer	3,0 - 10,9	1,9 - 12,3	2,8 - 15,9	0,5 - 17,7
	Herbst	2,2 - 9,8	1,4 - 4,4	2,3 - 10,1	1,6 - 4,1
		Brutto-Nitrifikation		Brutto-NO ₃ -Verbrauch	
		Of	Oh	Of	Oh
Fagus	Sommer	0,08 - 1,01	0,04 - 0,83	-0,07 - 0,33	-0,31 - 0,09
	Herbst	-0,20 - 0,80	-0,03 - 0,58	0,02 - 0,15	-0,11 - 0,21
Picea	Sommer	-0,58 - 1,43	0,01 - 1,00	-0,03 - 4,87	0,01 - 8,71
	Herbst	-0,20 - 0,73	-0,01 - 0,65	-0,39 - 0,72	0,08 - 0,56

Die Brutto-Mineralisation war bei allen Buchenstandorten sowohl im Sommer als auch im Herbst im Of- höher als im Oh-Horizont (Abb. 5.1-1 und 5.4-1), auch unter Fichten war dies meist der Fall (Abb. 5.1-2 und 5.4-2). Dies ist auf den höheren Anteil unzersetzter Streu im Of-Horizont im Vergleich zum Oh zurückzuführen, die Horizonte spiegeln den zeitlichen

Ablauf des Abbaus der organischen Substanz wider (BERG & MATZNER 1997). In den meisten Untersuchungen von Brutto-Mineralisationsraten (und auch Brutto-Nitrifikationsraten) in organischen Auflagen wurde dagegen nicht zwischen den einzelnen Humushorizonten unterschieden (z. B. STARK & HART 1997, TIETEMA 1998, BRADLEY et al. 2000, RUDEBECK 2000), so daß ein Vergleich der in der vorliegenden Arbeit im Of- und Oh-Horizont bestimmten Brutto-Umsatzraten über die Information in anderen Untersuchungen hinausgeht.

Die Brutto-Nitrifikation ist lediglich auf den Fichtenstandorten des Transekts (Abb. 5.4-5) im Of-Horizont meist höher als im Oh, auf den Fichtenstandorten im Fichtelgebirge und allen Buchenstandorten sind die Unterschiede zwischen Of und Oh uneinheitlich. TIETEMA et al. (1992a) fanden sowohl in den untersuchten Laub- als auch in den Nadelwäldern im Of-Horizont durchweg höhere Netto-Nitrifikationsraten als im Oh.

Zwischen Sommer und Herbst traten keine konsistenten Unterschiede in den Bruttoumsatzraten von Ammonium und Nitrat auf. Lediglich die beiden schwedischen Standorte zeigten im Herbst deutlich geringere Brutto-Nitrifikations- und Brutto- NO_3 -Verbrauchsraten im Vergleich zum Sommer. Dies widerspricht dem Befund von STOTTLEMYER & TOCZYDLOWSKI (1999), die von einem ausgeprägten Maximum der Brutto-Mineralisationsraten im Sommer, dagegen relativ konstanter Brutto-Nitrifikation von Frühjahr bis Herbst in einem borealen Mischwald berichten. Generalisierte Aussagen über saisonale Veränderungen in den Bruttoumsatzraten sind in der vorliegenden Arbeit nicht möglich. Möglicherweise vorhandene Unterschiede werden von klimatischen Effekten entlang des Transekts überlagert. So steigt die mikrobielle Aktivität nach Wiederbefeuchtung im Herbst in Italien trotz gesunkener Temperaturen an. Auf Standorten, deren organische Auflage im Sommer kaum austrocknet (wie z. B. auf den schwedischen Standorten), dürfte der Temperatureffekt überwiegen und im Herbst zu geringeren Umsatzraten führen. DAVIDSON et al. (1992) fanden in Nadelwäldern in mediterranean Klima einen Anstieg der Brutto-Mineralisation von November zu April, jedoch ein Minimum der Brutto-Nitrifikation im Februar/März.

Auf fast allen Standorten wurde nahezu alles produzierte Ammonium von Mikroorganismen assimiliert oder nitrifiziert, der Anteil des Brutto- NH_4 -Verbrauchs an der Brutto-Mineralisation lag über 90 %. Eine Ausnahme bildete der deutsche Fichtenstandort Weidenbrunnen, hier wurde im Oh-Horizont sowohl im Sommer als auch im Herbst nur etwa 75 % des mineralisierten Ammoniums verbraucht, dies bedeutet, an diesem Standort war für die

Mikroorganismen Substrat im Überschuß vorhanden. Dies wirkte sich jedoch nicht auf die Konzentration an extrahierbarem Ammonium aus (Tab. 5.3-1), sie war zumindest im Sommer signifikant geringer als im Oh-Horizont der beiden anderen Fichtenstandorte im Fichtelgebirge.

Der Anteil der Nitrifikation am Brutto-NH₄-Verbrauch betrug am italienischen Fichtenstandort Monte di Mezzo im Sommer durchschnittlich 5 % im Of- und 11 % im Oh-Horizont, im Herbst war der prozentuale Anteil ähnlich hoch. In Nordschweden wurden im Of im Sommer etwa 82 % des verbrauchten Ammoniums nitrifiziert, im Herbst dagegen lediglich 4 %. Auf dem dänischen Buchenstandort wurden Sommer wie Herbst weniger als 2 % des verbrauchten Ammoniums zu Nitrat umgesetzt. Zwischen den Horizonten und zwischen den untersuchten Jahreszeiten treten keine ausgeprägten Unterschiede im Anteil des nitrifizierten Ammoniums am Ammoniumverbrauch auf, die Verschiedenheit der absoluten Brutto-Nitrifikationsraten ist durch unterschiedliche Brutto-Mineralisation bedingt. Eine Ausnahme scheint der nordschwedische Standort zu bilden, da dort im Sommer ein ungewöhnlich hoher Teil des Ammoniums nitrifiziert wird, im Herbst dieser Anteil jedoch mit den anderen Standorten vergleichbar ist. Möglicherweise waren zum Untersuchungszeitpunkt die Bedingungen für Nitrifikation nahezu optimal. Insgesamt scheint jedoch die Nitrifikation auf den meisten Standorten nur einen geringen Beitrag zur Deckung des N-Bedarfs des Ökosystems zu leisten, da die Nitrifikation meist weniger als 20 % des produzierten Ammoniums verbraucht.

Auf den nordeuropäischen Standorten ist der Brutto-NO₃-Verbrauch z. T. mehr als doppelt so hoch wie die Brutto-Nitrifikation. Berücksichtigt man die methodisch bedingte Überschätzung des Brutto-NO₃-Verbrauchs, so ist dennoch festzustellen, daß die Nitrataufnahme der Mikroorganismen auf diesen Standorten stark substratlimitiert war. Nach PERSSON et al. (2000a) ist in der Untersuchung schwedischer Standorte die Brutto-Nitrifikation dort hoch, wo auch die Netto-Nitrifikation hoch ist, und niedrig, wo auch die Netto-Nitrifikation niedrig ist. Dies kann in der vorliegenden Arbeit nur bedingt bestätigt werden (Abb. 5.2-3 und 5.5-3). Gerade auf den schwedischen Standorten ist kaum eine Netto-Nitrifikation nachweisbar, jedoch eine deutliche Brutto-Nitrifikation vorhanden.

In Tab. 6.2-2 wurden die in der vorliegenden Arbeit im Sommer ermittelten täglichen Netto-Mineralisations- und Netto-Nitrifikationsraten über die Trockenmasse der Horizonte (Tab. 4-1) auf die gesamte Humusauflage und auf ein Jahr hochgerechnet. Dazu wurden die gleichen Korrekturfaktoren (s. Anhang, A-2) verwendet, mit denen PERSSON et al. (2000a) die im Labor bestimmten Netto-Umsatzraten auf Freilandbedingungen extrapolierten. Die in der vorliegenden Arbeit ermittelte Netto-Mineralisation stimmt nur auf den Fichtenstandorten in Schweden und Frankreich mit den von PERSSON et al. (2000a) ermittelten Raten überein, auf den Buchenstandorten und dem deutschen Fichtenstandort liefern beide Untersuchungen z. T. erhebliche Unterschiede (Tab. 6.2-2).

Tab. 6.2-2: Vergleich der Netto-Mineralisation und der Netto-Nitrifikation in der Humusauflage der vorliegenden Arbeit mit von PERSSON et al. (2000a) auf den gleichen Standorten des europäischen Transekts bestimmter Netto-Mineralisation und Netto-Nitrifikation. Beide Datensätze wurden mit den gleichen Korrekturfaktoren (s. Anhang, A-2) auf ein Jahr extrapoliert. Angegeben sind jeweils Mittelwerte, in der vorliegenden Arbeit Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Standort	Persson et al. (2000a)		vorliegende Arbeit	
	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>
	Netto-Mineralisation [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹]			
N-Sw		0		2,8 \pm 2,5
S-Sw/DK	45	22	95,5 \pm 38,1	27,7 \pm 3,8
D	57	70	11,9 \pm 7,9	115,4 \pm 41,5
F	31	31	53,9 \pm 17,4	28,1 \pm 9,6
I	60	70	44,1 \pm 17,1	
	Netto-Nitrifikation [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹]			
N-Sw		0		-0,03 \pm 0,04
S-Sw/DK	22	0	15,7 \pm 23,7	-0,03 \pm 0,17
D	24	24	6,4 \pm 3,2	77,5 \pm 20,9
F	11	16	11,0 \pm 6,1	8,9 \pm 4,8
I	88	75	41,6 \pm 18,5	

In Deutschland ist ein möglicher Grund für die Diskrepanz wohl darin zu suchen, daß auf zwei verschiedenen, aber benachbarten Standorten gearbeitet wurde. In Dänemark und in Italien wurde von PERSSON et al. (2000a) statt der Humusauflage die oberste Schicht des Mineralbodens beprobt. Die Netto-Nitrifikation der schwedischen Standorte und im dänischen und französischen Buchenstandort stimmen sehr gut überein. Für die beiden schwedischen Fichtenstandorte ist demnach unabhängig von der Methode und des Untersuchungszeitpunktes keine Netto-Nitrifikation nachzuweisen. Für die übrigen Standorte könnten Zeitpunkt und Ort der Probenahmen und die kleinräumige Heterogenität des Bodens von Bedeutung sein. Bei-

spielsweise wurden der deutsche und italienische Buchenstandort im April von PERSSON et al. (2000a) beprobt, dies beeinflusst die mikrobielle Aktivität. Die sehr geringe Netto-Mineralisation auf dem nordschwedischen Standort wird von PERSSON et al. (2000a) durch eine starke N-Limitierung der Mikroorganismen, die durch die Aufnahme von organischem N durch mykorrhizierte Wurzeln verursacht wird, erklärt.

Da eine Nettoumsatzrate die Differenz zwischen den gleichzeitig ablaufenden Prozessen des N-Verbrauchs und der N-Produktion beschreibt (vgl. Kap. 2), kann eine geringe Nettoumsatzrate zwei Ursachen haben: Entweder ist die N-Produktion hoch und der N-Verbrauch nur geringfügig niedriger oder sowohl Produktion als auch Verbrauch von N sind niedrig. Eine Nettoumsatzrate sagt also - im Gegensatz zu den Brutto-Umsatzraten - noch nichts über die Höhe des N-Umsatzes aus. Häufig wird die Netto-Mineralisation als der anorganische N, der zur pflanzlichen N-Aufnahme zur Verfügung steht, betrachtet. Dies setzt jedoch voraus, daß Nettoumsatzraten in einem inkubierten Beutel die gleichen sind wie die Nettoumsatzraten im umgebenden ungestörten Boden. Durch absterbende Pflanzenwurzeln und damit erhöhte Verfügbarkeit von Kohlenstoff könnte in den Inkubationsbeuteln die mikrobielle Aufnahme von N stimuliert sein (HART et al. 1994a). Auch die Abwesenheit von Pflanzenwurzeln an sich könnte zu einer höheren Akkumulation von N und damit zu erhöhter mikrobieller Assimilation von N führen (DAVIDSON et al. 1992). Ist dies der Fall, wird der pflanzenverfügbare N im ungestörten Boden unterschätzt. Außerdem ist unklar, ob der pflanzenverfügbare N lediglich der nach mikrobieller Mineralisation und Aufnahme verbleibende N ist, oder ob Pflanzen und ihre Mykorrhizen mit den freilebenden Mikroorganismen aktiv um mineralischen N konkurrieren und dadurch die mikrobielle Aufnahmerate beeinflussen (DAVIDSON et al. 1992). Daher ist fraglich, ob Netto-Mineralisation die pflanzenverfügbaren N-Menge widerspiegelt.

In der vorliegenden Arbeit wurde ein Vergleich zwischen Brutto- und Netto-Umsatzraten gezogen. Da die Höhe der Nettoumsatzraten davon abhängt, wie hoch die N-Produktion im Vergleich zum N-Verbrauch ist, ist eine Korrelation zwischen Brutto-Mineralisation und Netto-Mineralisation bzw. Brutto-Nitrifikation und Netto-Nitrifikation nicht unbedingt gegeben. Eine weitere Ursache für die fehlende Übereinstimmung der Ergebnisse beider Methoden ist die unterschiedliche Zeitskala der Methoden (VERCHOT et al. 2001). In der vorliegenden Arbeit wie auch in einer Reihe anderer Untersuchungen (z. B. DAVIDSON et al. 1992, STARK & HART 1997, VERCHOT et al. 2001) konnten die Netto-Mineralisation und -Nitrifikation die

Brutto-Mineralisation und –Nitrifikation nicht vorhersagen und widerspricht damit den Ergebnissen von PERSSON et al. (2000a).

Die Zuordnung der Fichtenstandorte im Fichtelgebirge zu verschiedenen N-Haushaltstypen (vgl. Kap. 5.1.1.2), die auf der Bestimmung von potentieller Nitrifikation und Nitrataustrag mit dem Quellwasser beruht (DURKA 1994), konnte zwar von der Untersuchung der Netto-Nitrifikation (Abb. 5.1-8), von der Brutto-Nitrifikation (Abb. 5.1-5) jedoch nur bedingt bestätigt werden und trägt damit der Komplexität des N-Kreislaufs Rechnung. Die Relation der Bruttoumsatzraten von Nitrat dieser Standorte zueinander veränderte sich im Jahresverlauf, so daß eine eindeutige Klassifikation nach N-Haushaltstypen nicht möglich erscheint.

Dennoch wird mit der vorliegenden Arbeit deutlich, daß mit der Bestimmung der Bruttoumsatzraten von Ammonium und Nitrat ein Einblick in die N-Umsätze der untersuchten Standorte gewährt wird, der mit der Bestimmung der Netto-Umsatzraten allein nicht erreicht werden kann.

6.3 Vergleich verschiedener Einflußfaktoren auf Brutto-Umsatzraten

Zu den wichtigsten abiotischen Faktoren, die biogeochemische Transformationen beeinflussen, zählen Wassergehalt, pH und Temperatur (TIETEMA et al. 1992b). Der Wassergehalt beeinflusst einerseits die Wasserverfügbarkeit für mikrobielle Aktivität und andererseits die Sauerstoffzufuhr im Boden (SIERRA 1997). TIETEMA et al. (1992b) fanden einen linearen Zusammenhang zwischen dem gravimetrischen Wassergehalt und der Netto-Nitrifikation, hingegen nahm die Netto-Mineralisation mit steigendem Wassergehalt nur bis zu einem Schwellenwert zu und erreicht dann eine Sättigung. Unter wassergesättigten Bedingungen wird die mikrobielle Aktivität durch verminderten Gasaustausch limitiert. In der vorliegenden Arbeit wirkten nur sehr geringe Wassergehalte auf Brutto-Mineralisation (Abb. 5.6-3) und Brutto-Nitrifikation (Abb. 5.3-7) limitierend. Nach STARK & FIRESTONE (1995) sind eine reduzierte Substratdiffusion sowie Dehydrierung der Mikroorganismen die wichtigsten Mechanismen, die einen Rückgang der Nitrifikationsaktivität bei geringem Wassergehalt erklären. Bei Wassergehalten von etwa 60-80 % traten auf den untersuchten Standorten sowohl hohe als auch niedrige Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation auf. Andere Faktoren scheinen einen größeren Einfluß auf die Regulation der N-Umsatzraten als die Bodenfeuchte zu haben. So berichtet SIERRA (1997) in einer Untersuchung der Abhängigkeit der Netto-Mineralisation

von der Temperatur und Bodenfeuchte, von einem höheren Effekt der Temperatur im Vergleich zu dem des Bodenwassergehalts. Dies steht allerdings im Widerspruch zu den Ergebnissen von JAMIESON et al. (1999), die trotz der wechselseitigen Abhängigkeit von Temperatur und Bodenfeuchte die Wasserverfügbarkeit als dominanten limitierenden Faktor identifizierten.

Auf den Standorten entlang des Transekts konnte kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Inkubationstemperatur am Standort und der Brutto-Mineralisation (Abb. 5.6-9) bzw. der Brutto-Nitrifikation (Abb. 5.6-15) beobachtet werden. Allerdings wurde die Temperatur während der Untersuchungen nicht mehr auf allen Standorten kontinuierlich erfaßt, so daß z. T. eine gemittelte Inkubationstemperatur aus früheren Daten berechnet werden mußte. Dennoch bleibt fraglich, ob bei besserer Datengrundlage eindeutige Abhängigkeiten zwischen Temperatur und Umsatzraten, wie sie von anderen Autoren berichtet werden, abgeleitet werden könnten, da es sich bei diesen Untersuchungen meist um Inkubationsexperimente bei unterschiedlicher, aber konstant gehaltener Temperatur handelt (SIERRA 1997, VERBURG et al. 1999, ZAK et al. 1999, ANDERSEN & JENSEN 2001).

Die Nitrifikationsaktivität wird im Allgemeinen durch niedrige pH-Werte gehemmt. Dennoch wurde die Bildung von Nitrat in sauren Waldböden ($\text{pH} < 4.5$) schon vor längerer Zeit nachgewiesen (DE BOER & KOWALCHUK 2001). In der vorliegenden Arbeit trat bereits bei pH-Werten von 2.5 eine deutliche Brutto-Nitrifikation auf (Abb. 5.6-11). PERSSON et al. (2000a) fanden in den Humusaufgaben der CANIF-Transekt-Standorte eine positive Korrelation zwischen Netto-Nitrifikation und dem pH-Wert. In der vorliegenden Arbeit war diese Beziehung nur teilweise, wie z. B. im Of-Horizont der Fichtelgebirgsstandorte (Abb. 5.3-8), zu beobachten. Im Of-Horizont der Transektstandorte war eine hohe Nitratbildung bei niedrigen ebenso wie bei hohen pH-Werten zu verzeichnen (Abb. 5.6-11). Im Oh-Horizont der Transektstandorte war die Brutto-Nitrifikation - jeweils signifikant - im Sommer positiv, im Herbst negativ mit dem pH-Wert korreliert. Die negative Korrelation ist ein überraschender Befund und widerspricht damit den Ergebnissen anderer Untersuchungen (z. B. FRANK 1996, STE-MARIE & PARE 1999, PERSSON et al. 2000a). Allerdings sind die geringen Brutto-Nitrifikationsraten sicherlich nicht ein Effekt des hohen pH-Wertes der beiden italienischen Standorte, sondern durch andere Faktoren, wie z. B. Substratverfügbarkeit und Temperatur bedingt. Die große Streuung der Brutto-Nitrifikationsraten relativiert das Auftreten einer leicht negativen Korrelation mit dem pH-Wert.

Daß in sauren Waldböden Nitrifikation auftritt, wird verschiedenen möglichen Mechanismen zugeschrieben: a) Autotrophe Nitrifikanten sind in Mikronischen, in denen lokal der pH-Wert erhöht ist, aktiv, b) säure-adaptierte bzw. säure-tolerante autotrophe Nitrifikanten sind für die Nitrifikation verantwortlich oder c) die Nitrifikation läuft über heterotrophe Organismen ab (BRIERLEY et al. 2001). Die Untersuchungen von PERSSON et al. (2000a) mit Nitrifikations-Inhibitoren zeigen, daß autotrophe Nitrifikation auf den Standorten des Transekts größere Bedeutung hat als die heterotrophe Nitratbildung. Die Erhöhung des pH-Wertes durch Zugabe von Calciumcarbonat führte auf den nördlichen Standorten, wo unter natürlichen Bedingungen keine Netto-Nitrifikation auftrat, nicht zu einer nachweisbaren Netto-Nitrifikation. Auch die Zugabe von nitrifizierendem Humus führte auf diesen Standorten nicht zum Auftreten von Netto-Nitrifikation. PERSSON et al. (2000a) folgerten daraus, daß die vorhandenen autotrophen Nitrifikanten in Mitteleuropa durch die Ammonium-Deposition sich im Laufe der Zeit an saure Bedingungen angepaßt haben, um die erhöhte Ammonium-Verfügbarkeit zu nutzen, in Nordeuropa diese Anpassung dagegen aufgrund der Limitierung von Ammonium nicht stattgefunden hat.

Das C:N-Verhältnis eines Substrats wird oft als Indikator für die Substratqualität hinsichtlich mikrobieller Nutzung angeführt (HART et al. 1994a). Ein hohes C:N-Verhältnis weist dabei auf die Dominanz von Pilzen hin, da Pilze durch ein höheres C:N-Verhältnis im Vergleich zu Bakterien gekennzeichnet sind (PAUL & CLARK 1996). Netto-Mineralisation ist nur unterhalb eines "kritischen C:N-Verhältnisses" von 35 von Bedeutung (PRESCOTT et al. 2000). In der vorliegenden Arbeit war auf dem nordschwedischen Standort, der C:N-Verhältnisse von z. T. über 35 aufweist, dennoch Brutto-Mineralisation zu beobachten (Abb. 5.6-4), allerdings wurde fast alles produzierte Ammonium gleich verbraucht, so daß die gemessene Netto-Mineralisation in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von PERSSON et al. (2000a) nur gering war. Die Netto-Mineralisation ist häufig negativ mit dem C:N-Verhältnis in der organischen Auflage korreliert (PRESCOTT et al. 2000, THOMAS & PRESCOTT 2000). Entlang des Transekts war lediglich die Brutto-Mineralisation der Fichtenstandorte negativ mit dem C:N-Verhältnis korreliert, bei den Buchenstandorten schien die Brutto-Mineralisation zuzunehmen, je weiter das C:N-Verhältnis war. Dieser Effekt beruht vermutlich auf der Beziehung zwischen N-Konzentration und Brutto-Mineralisation (Abb. 5.6-5), wie er auch von THOMAS & PRESCOTT (2000) beschrieben wird, wobei die Buchenstandorte signifikant höhere N-Konzentrationen aufweisen als die Fichtenstandorte (Tab. 5.6-2).

Eine signifikante negative Korrelation zwischen Brutto-Nitrifikation und C:N-Verhältnis, wie sie von PERSSON et al. (2000a) und GOODALE & ABER (2001) beschrieben wurde, konnte in der vorliegenden Arbeit aufgrund der starken Streuung der Einzelwerte nicht beobachtet werden, es ist lediglich ein Trend auszumachen, nach dem die Brutto-Nitrifikation bei engerem C:N-Verhältnis höher ist als bei weiterem (Abb. 5.6-12). Jedoch ist eine Brutto-Nitrifikation auch bei einem C:N-Verhältnis von > 24 nachweisbar, obgleich GOODALE & ABER (2001) für das Auftreten von Netto-Nitrifikation ein kritisches C:N-Verhältnis von < 24 angeben. Das Maximum des Nitrataustrags der untersuchten Standorte trat mit $29 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ auf dem französischen Fichtenstandort auf (SCHULZE et al. 2000). Auf dem deutschen Fichtenstandort betrug der N-Export mit dem Bodenwasser nur $9 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, obgleich das C:N-Verhältnis enger war als im französischen Standort. Nach GUNDERSEN et al. (1998a) steigt das Risiko des Nitrataustrags bei einem C:N-Verhältnis in der organischen Auflage von < 25 stark an. Die Verlagerung von Nitrat hat negative Auswirkungen auf die Kationenbilanz. Sie führt zur Entkopplung des N-Kreislaufs innerhalb des Bodenprofils, so daß sich die edaphischen Bedingungen für Wachstum im Oberboden auf lange Sicht verändern.

Die Nährstoffe Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium, die oft als basische Kationen bezeichnet werden (PERSSON et al. 2000b), und das Makronährelement Phosphor werden als Faktoren, die die N-Umsatzraten kontrollieren, betrachtet. In einer Untersuchung von Mischbeständen von Laub- und Nadelbäumen von PASTOR et al. (1984) ist die Netto-Mineralisation positiv mit dem Phosphor-Gehalt der Humusaufgabe korreliert. Auf die untersuchten Standorte des europäischen Transekts trifft dies nur teilweise zu: Bei den Fichtenstandorten nimmt die Brutto-Mineralisation mit steigender P-Konzentration zu, bei den Buchenstandorten dagegen sinkt sie leicht (Abb. 5.6-6). Dieser Unterschied zwischen den untersuchten Buchen- und Fichtenwäldern des Transekts wurde auch für den Zusammenhang zwischen der Konzentration an basischen Kationen und der Brutto-Mineralisation beobachtet (Abb. 5.6-7). VESTERDAL & RAULUND-RASMUSSEN (2002) berichten von einer sinkenden N-Verfügbarkeit nach Kalkung und Düngung eines Fichtenbestandes mit verschiedenen Nährstoffen, was auf erhöhten N-Bedarf der mikrobiellen Biomasse durch eine Stimulation des Wachstums als Folge der Düngung zurückgeführt wird. Möglicherweise bewirkt eine gute Nährstoffversorgung bei den untersuchten Buchenstandorten des Transekts durch erhöhtes mikrobielles Wachstum eine sinkende Verfügbarkeit von mineralisierbarem N, während sie bei den Fichtenstandorten die mikrobielle Aktivität und damit die Mineralisation steigert.

Laut PASTOR et al. (1984) wird die Nitrifikation von der P-Verfügbarkeit reguliert. Auch nach VESTERDAL & RAULUND-RASMUSSEN (2002) steigen die Nitrifikationsraten nach Kalkung und Nährstoff-Düngung. In der vorliegenden Untersuchung können diese Zusammenhänge nur z. T. nachvollzogen werden (Abb. 5.3-9 und 5.3-10). Eine mögliche Erklärung dafür könnte sein, daß die Nitrifikanten nicht durch Nährstoffmangel in ihrer Aktivität limitiert waren oder eine gute Nährstoffversorgung allein die mikrobielle Aktivität nicht steigern könnte.

Eine der Fragen, die in der vorliegenden Arbeit untersucht wurde, ist, ob sich die N-Umsatzraten der beiden europäischen Hauptbaumarten Buche und Fichte voneinander unterscheiden. Im Allgemeinen wird erwartet, daß die Netto-Mineralisation in den Humusauflagen von Laubwäldern höher ist als in Nadelwäldern, da Laubhölzer die N-Verfügbarkeit im Boden im Vergleich zu Nadelhölzern förderten (THOMAS & PRESCOTT 2000). THOMAS & PRESCOTT (2000) fanden in der Humusaufgabe unter Birke höhere Netto-Mineralisationsraten als unter Kiefer, unter Douglasie waren die Raten jedoch am höchsten. Dies zeigt, daß die Generalisierung von höheren Umsatzraten von Laub- im Vergleich zu Nadelwäldern nicht allgemeingültig ist. Entlang des europäischen Transekts war die jährliche Netto-Mineralisation und Netto-Nitrifikation in den Buchenstandorten höher als in den Fichtenstandorten der gleichen Region (PERSSON et al. 2000a). Dies gilt auch für die tägliche Brutto-Mineralisation und den Brutto-NH₄-Verbrauch der vorliegenden Arbeit (Abb. 5.7-1) - mit Ausnahme von Italien. Der italienische Fichtenstandort Monte di Mezzo weist höhere Brutto-Umsatzraten von Ammonium auf als der Buchenstandort Collelongo. Bei dem Fichtenstandort Monte di Mezzo handelt es sich um eine Acker-Aufforstung, darin liegt wohl eine Ursache für die z. T. ungewöhnlich hohen Umsatzraten. Für die Brutto-Nitrifikation und den Brutto-NO₃-Verbrauch wurden auf den Transekt-Standorten etwa gleiche Raten unter Buche und Fichte beobachtet (Abb. 5.7-2) und widerspricht damit den Ergebnissen von PERSSON et al. (2000a) für die Netto-Nitrifikation. Bei dem Vergleich der Ergebnisse muß jedoch berücksichtigt werden, daß PERSSON et al. (2000a) die Nitrifikation pro Fläche angeben und damit über unterschiedliche Massen der Humusaufgabe integrieren, in der vorliegenden Arbeit dagegen tägliche Brutto-Umsatzraten pro g Trockenmasse ($\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{d}^{-1}$) betrachtet werden.

In der vorliegenden Arbeit konnte kein Zusammenhang zwischen den N-Umsatzraten und der geographischen Breite gezeigt werden (Abb. 5.8-1). Vielmehr war die kleinräumige Variabilität innerhalb eines Bestandes und in einer Region, in der die klimatischen Bedingungen und die N-Einträge ähnlich sind, genauso groß wie die Variabilität entlang des europäischen Tran-

sekte (Abb. 5.8-2), also entlang eines Klima- und Depositionsgradienten. Für manche untersuchten Parameter setzten standortspezifische Bedingungen Trends der geographischen Breite außer Kraft (SCHULZE et al. 2000). Dagegen gibt es in der Untersuchung von PERSSON et al. (2000a) ausgeprägte Unterschiede in den Netto-Umsatzraten zwischen borealen Standorten in Nordschweden und den mitteleuropäischen Standorten, hauptsächlich, da in Nordschweden weder Netto-Mineralisation noch Netto-Nitrifikation nachweisbar waren. Die vorliegende Arbeit zeigt jedoch, daß auch in Nordschweden eine deutliche Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation auftritt (Abb. 5.4-2 und 5.4-5). Dennoch gilt auch für die vorliegende Untersuchung, daß der Einfluß einzelner Effekte kaum quantifizierbar ist, da sich mehrere, z. T. standortspezifische Faktoren überlagern, so daß bezüglich der N-Umsätze und ihrer Einflußfaktoren Trends entlang des Gradienten schwer nachweisbar sind.

6.4 Bedeutung der Brutto-Mineralisation und Brutto-Nitrifikation für den N-Haushalt der untersuchten Standorte

Die Brutto-Umsatzraten von Ammonium und Nitrat pro Tag wurden auf ein Jahr hochgerechnet (Tab. 6.4-1), um ihre Bedeutung für den N-Haushalt darzustellen. Diese Extrapolation kann jedoch nur als in der Größenordnung richtige Schätzung betrachtet werden, da ungenaue Annahmen zugrunde gelegt werden mußten. Beispielsweise wurde das Mittel, das als Basis für die Hochrechnung diente, aus nur zwei Zeitpunkten (Sommer und Herbst), an denen die Brutto-Umsatzraten gemessen wurden, gebildet, der wichtige Frühjahrswert fehlt. Auftretende negative Umsatzraten wurden bei der Berechnung nicht berücksichtigt. Die einbezogene Trockenmasse der Humusaufgabe wurde nur im Fichtelgebirge an den untersuchten Plots der Standorte bestimmt, für die Transekt-Standorte dienten Daten von PERSSON et al. (2000b). PERSSON et al. (2000a) geben monatliche Temperatur- und Feuchte-Korrekturfaktoren für die einzelnen Standorte des Transekts an, um von Netto-Umsatzraten, die bei optimalem Wassergehalt und konstanter Temperatur im Labor bestimmt wurden, auf Freilandbedingungen im Jahresverlauf zu schließen. Diese Korrekturfaktoren (s. Anhang, A-2) wurden auch für die vorliegende Berechnung in Tab. 6.4-1 verwendet.

Auf dem nördlichsten Fichtenstandort sind die Brutto-Mineralisation und der Brutto-NH₄-Verbrauch etwa um den Faktor 10 geringer als auf dem deutschen und italienischen Transekt-Fichtenstandort. Der Unterschied in den Mineralisations- und NH₄-Verbrauchsraten der Buchenstandorte ist weitaus geringer. Der dänische Buchenstandort weist mit 1762 kg N ha⁻¹ a⁻¹

die höchste jährliche Brutto-Mineralisation aller untersuchten Standorte und gleichzeitig mit $27 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ eine der geringsten Brutto-Nitrifikationsraten auf.

Tab. 6.4-1: Jährliche Brutto-Mineralisation, Brutto-NH₄-Verbrauch, Brutto-Nitrifikation und Brutto-NO₃-Verbrauch der Humusauflagen im Fichtelgebirge und der Standorte des europäischen Transekts. Die Summen der Umsatzraten von Of- und Oh in [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{ d}^{-1}$] wurden über Sommer und Herbst gemittelt und mittels der von PERSSON et al. (2000a) für die Transektstandorte ermittelten Korrekturfaktoren (s. Anhang, A-2) und der in Tab. 4-1 und 4-2 angegebenen Trockenmasse der Horizonte auf $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ hochgerechnet. Angegeben sind jeweils Mittelwerte \pm s.d., $n = 5$.

Standort	Brutto-Mineralisation		Brutto-NH ₄ -Verbrauch	
	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>
	[$\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$]			
N-Sw		190,2 \pm 72,5		145,1 \pm 75,1
S-Sw/DK	1762,4 \pm 258,4	777,0 \pm 68,8	1797,5 \pm 291,7	830,7 \pm 78,0
D (SCH / WB)	913,3 \pm 137,2	1506,9 \pm 356,7	710,9 \pm 211,5	1314,4 \pm 495,7
D (FRL / HL)	1045,0 \pm 322,7	644,6 \pm 77,0	980,0 \pm 328,6	716,4 \pm 117,5
D (RP)		1746,2 \pm 574,6		1965,2 \pm 353,9
F	627,0 \pm 123,6	399,5 \pm 77,2	757,7 \pm 222,3	445,9 \pm 100,3
I	1058,4 \pm 286,5	1531,3 \pm 337,7	1096,2 \pm 297,9	1848,5 \pm 617,6

Standort	Brutto-Nitrifikation		Brutto-NO ₃ -Verbrauch	
	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>
	[$\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$]			
N-Sw		45,6 \pm 20,2		47,3 \pm 9,0
S-Sw/DK	27,4 \pm 27,7	203,9 \pm 101,0	34,6 \pm 14,2	122,3 \pm 44,7
D (SCH / WB)	165,0 \pm 84,2	187,3 \pm 104,1	38,6 \pm 32,6	44,0 \pm 15,8
D (FRL / HL)	144,7 \pm 67,7	23,1 \pm 7,3	42,6 \pm 18,0	27,8 \pm 7,4
D (RP)		113,4 \pm 64,2		133,9 \pm 66,7
F	59,0 \pm 28,8	25,6 \pm 6,8	16,9 \pm 12,9	23,4 \pm 1,9
I	248,8 \pm 178,8	305,0 \pm 232,5	198,9 \pm 200,1	656,7 \pm 343,5

Das Verhältnis von Brutto-Mineralisation zu Brutto-NH₄-Verbrauch scheint weitgehend ausgeglichen zu sein (Tab. 6.4-1), unabhängig davon, ob man die Fichtelgebirgs- oder Transektstandorte oder die täglichen Umsatzraten im Of- und Oh-Horizont betrachtet (Abb. 5.1-3 und 5.4-3). Da durch die verwendete Methode eine pflanzliche Aufnahme unterbunden wurde, bedeutet das, daß das produzierte Ammonium sofort von Mikroorganismen immobilisiert oder nitrifiziert wurde. Lediglich auf den deutschen Transektstandorten Schacht und Weidenbrunnen ist der Brutto-NH₄-Verbrauch geringer als die Brutto-Mineralisation. Hier besteht ein Überschuß an produziertem Ammonium.

Ganz anders stellt sich das Verhältnis von Brutto-Nitrifikation zu Brutto- NO_3 -Verbrauch dar (Tab. 6.4-1 und Tab. 5.9-1). Lediglich auf dem nordschwedischen und französischen Fichten- und dem dänischen Buchenstandort wird das produzierte Nitrat von Mikroorganismen aufgenommen. Im italienischen Fichtenstandort Monte di Mezzo wird etwa doppelt so viel Nitrat verbraucht wie durch Nitrifikation entstanden ist, d. h. der Verbrauch wird durch die Nachlieferung limitiert. Die mikrobielle Assimilation von Nitrat könnte auf diesem aufgeforsteten Ackerstandort, der durch eine sehr dünne Humusschicht gekennzeichnet ist, offenbar noch größer sein. PERSSON et al. (2000a) geben für Monte di Mezzo eine jährliche Netto-Nitrifikation an, die dreimal höher ist als die am deutschen Standort bestimmte Netto-Nitrifikation. Legt man die vorliegende Untersuchung der Brutto-Umsatzraten zugrunde, müßte die Netto-Nitrifikation negativ sein. Dies kann durch die ebenfalls in der vorliegenden Arbeit bestimmte Netto-Nitrifikation nicht bestätigt werden, da die am Standort Monte di Mezzo inkubierten Beutelp Proben von Tieren zerstört wurden. PERSSON et al. (2000a) zogen statt der dünnen organischen Auflage die obersten 5 cm des Mineralbodens für die Bestimmung der Netto-Umsatzraten heran, dies ist möglicherweise eine der Ursachen für die fehlende Übereinstimmung zwischen den von PERSSON et al. (2000a) beschriebenen Raten und der vorliegenden Untersuchung.

Geht man davon aus, daß die Summe aus jährlicher Brutto-Mineralisation und -Nitrifikation minus der Summe aus jährlichem Brutto- NH_4 -Verbrauch und Brutto- NO_3 -Verbrauch die jährliche Netto-N-Produktion der Humusaufgabe ausdrückt, also die N-Produktion der Mikroorganismen, die über ihren eigenen Bedarf hinausgeht, so läßt sich, wenn man die N-Deposition addiert, damit die N-Menge, die dem Ökosystem pro Jahr zur Verfügung steht, abschätzen und dem N-Bedarf gegenüberstellen (Tab. 6.4-2).

Tab. 6.4-2: Netto-N-Produktion (Differenz der Brutto-Mineralisation und -Nitrifikation und des Brutto-Verbrauchs von NH_4 und NO_3) in der organischen Auflage und der Gesamt-N-Deposition des europäischen Transekts und Netto-N-Bedarf der Waldbestände. Netto-N-Bedarf aus SCARASCIA-MUGNOZZA et al. (2000), Gesamt-N-Deposition aus PERSSON et al. (2000b).

	Netto-N-Prod.+ N-Dep. [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹]		Netto-N-Bedarf [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹]	
	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Picea</i>
N-Sw		45,2		31
Dk/S-Sw	-30,7	44,3	99	98
D	348,9	355,9	79	96
F	-73,9	-29,6	61	42
I	22,9	-658,5	85	72

In diesem Vergleich wurde jedoch nur der Netto-N-Bedarf des Waldbestandes (SCARASCIA-MUGNOZZA et al. 2000) berücksichtigt, die N-Aufnahme der Bodenvegetation der einzelnen Standorte ist nicht bekannt.

Nach der oben beschriebenen Berechnung wäre der italienische Fichtenstandort Monte di Mezzo stark N-unterversorgt (Tab. 6.4-2). Die Netto-Mineralisationsraten, die auf diesem Standort mit unterschiedlichen Methoden ermittelt wurden, sind jedoch weit höher als der Netto-N-Bedarf des Waldbestandes (SCHULZE et al. 2000). Die Ursache für diese Diskrepanz könnte eine starke Überschätzung der N-Aufnahme der Mikroorganismen in der vorliegenden Arbeit sein, entweder aufgrund der Überschätzung der Raten oder der Hochrechnung. Auch die beiden französischen Standorte und der dänische Buchenstandort weisen eine negative Netto-N-Produktion auf, jedoch weniger deutlich ausgeprägt als bei Monte di Mezzo. Auch hier ist der N-Verbrauch der Mikroorganismen wohl überschätzt. In Deutschland übersteigt die auf diese Weise berechnete N-Verfügbarkeit den Bedarf des Waldbestandes an N um das 3-4fache. Auch die N-Aufnahme des Unterwuchses, der hier nicht berücksichtigt ist, vermag dieses Überangebot an N nicht auszugleichen. Möglicherweise wird in der Humusaufgabe produzierter N in den Unterboden verlagert und dort genutzt, oder aber er könnte ausgewaschen werden. Der Netto-N-Bedarf des südschwedischen Fichtenstandorts Skogaby wird nur etwa zur Hälfte durch das N-Angebot gedeckt (Tab. 6.4-2). Dies spricht für die Aufnahme von organischem N über Mykorrhiza-Pilze, was auch von Untersuchungen von WALLENDÄ et al. (2000) auf den Transekt-Standorten bestätigt wird. Überraschend ist, daß auf dem nord-schwedischen Standort Åheden die N-Versorgung den Bedarf mehr als deckt. Nach SCHULZE et al. (2000) sollte die Versorgung durch anorganischen N den N-Bedarf dieses Standorts nicht decken können.

Die Art der Berechnung der Netto-N-Produktion in Tab. 6.4-2 setzt allerdings voraus, daß die Mikroorganismen effektivere Konkurrenten um Ammonium und Nitrat sind als Pflanzenwurzeln bzw. Pflanze-Mykorrhiza-Assoziationen (ZAK et al. 1990). Wäre dies nicht der Fall, würde die pflanzenverfügbare N-Menge unterschätzt. Die Modellierung der Konkurrenz in Pflanzen-Mikroorganismen-Systemen gibt Hinweise darauf, daß räumliche Heterogenität des Bodens und damit der Verteilung von Pflanzenwurzeln und Mikroorganismen die Konkurrenz stark beeinflußt, so daß je nach räumlichen Gegebenheiten Pflanzen oder Mikroorganismen die stärkeren Konkurrenten sind (KORSAETH et al. 2001). Dies bedeutet, daß in einem natürli-

chen System mehr als die in Tab. 6.4-2 als Netto-N-Produktion angegebene N-Menge zur Deckung des pflanzlichen N-Bedarfs zur Verfügung stehen kann.

Von zentraler Bedeutung ist der Einfluß der N-Deposition auf die bodeninterne N-Zirkulation und auch auf den Nitrat-Austrag ins Quellwasser. Abb. 6.4-1 vergleicht den N-Kreislauf des nordschwedischen Fichtenstandorts Åheden mit dem des deutschen Fichtenstandorts Weidenbrunnen. In Nordschweden ist die N-Deposition mit $1.7 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ sehr niedrig, ein Nitrat-Austrag findet nicht statt. Am deutschen Standort beträgt die N-Deposition $20.1 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, pro Jahr gelangen $11 \text{ kg Nitrat-N ha}^{-1}$ ins Quellwasser (SCHULZE et al. 2000). Die Brutto-Mineralisation ist in Deutschland etwa 8 mal, der Brutto- NH_4 -Verbrauch sogar 11 mal höher als Nordschweden. Die Brutto-Nitrifikation unterscheidet sich etwa um das Vierfache, Brutto- NO_3 -Verbrauch sind auf beiden Standorten sogar annähernd gleich.

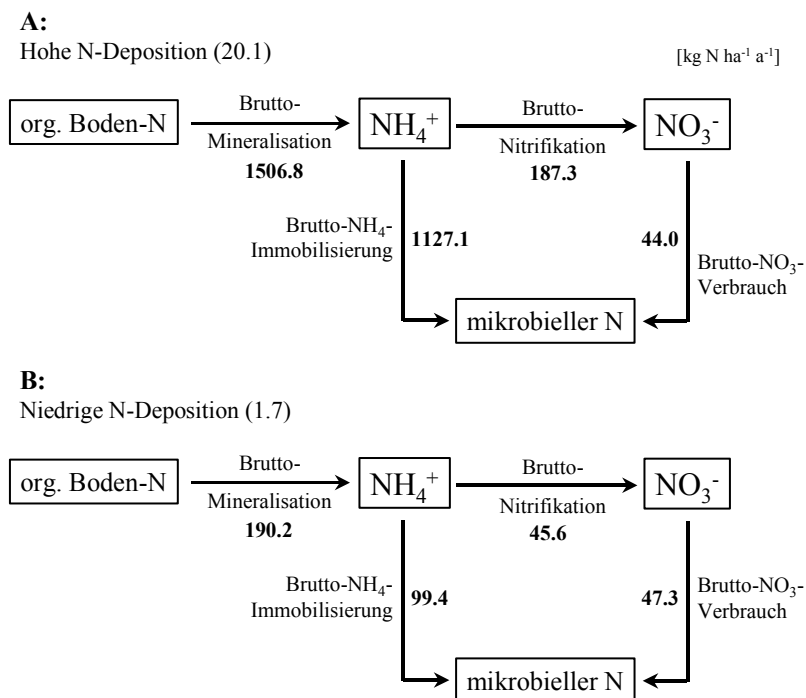


Abb. 6.4-1: Vergleich des N-Kreislauf in der Humusaufgabe (Of + Oh) am Beispiel von Fichtenstandorten des europäischen Transekts mit unterschiedlicher N-Deposition. A: Deutscher Standort, B: Nordschwedischer Standort. Angaben jeweils in [kg N ha⁻¹ a⁻¹].

DURKA (1994) postuliert, daß im Vergleich zu unbelasteten Ökosystemen bei erhöhter Nitrat-Deposition die Brutto-Nitrifikation stark abnehmen und es gleichzeitig zu einer drastischen Senkung der Nitratnutzung kommen müßte. Nur beides zusammen würde erklären, daß auf den von ihm untersuchten Standorten im Fichtelgebirge etwa ein Viertel des Nitrats im Quellwasser direkt aus der Deposition stammen. Die von DURKA (1994) aus Daten von DAVIDSON et al. (1992) auf $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ hochgerechnete Brutto-Nitrifikation wird mit $1337 \text{ mmol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ im Weidenbrunnen sogar übertroffen, der Brutto- NO_3 -Verbrauch ist mit $314 \text{ mmol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ jedoch weit geringer.

Der Vergleich des als ungestört geltenden nordschwedischen Standorts mit dem deutschen Standort legt nahe, daß bei hoher N-Deposition lediglich die Nitratnutzung vermindert ist, nicht die Brutto-Nitrifikation. Es ist wohl diese Diskrepanz zwischen Brutto-Nitrifikation und Brutto- NO_3 -Verbrauch, die im Weidenbrunnen bei hoher N-Deposition zu einem hohen Nitrat-Austrag führt. Bleibt die Frage, ob auf den übrigen Standorten ein Nitratüberschuß ebenfalls zu Nitrataustrag führt. In Abb. 6.4-2 wurde das Verhältnis von Brutto-Nitrifikation zu Brutto- NO_3 -Verbrauch der Nitrat-Konzentration im Quell- bzw. Sickerwasser gegenübergestellt. Für das Fichtelgebirge wurden dazu die Verhältnisse im Juli und September getrennt ermittelt und mit den Monatsmitteln der Nitratkonzentration im den Standorten zugehörigem Quellwasser verglichen.

Im Sommer scheint - trotz hoher Variabilität - ein unausgeglichenes Verhältnis von Nitrat-Produktion zu -Verbrauch eine hohe Nitrat-Konzentration im Quellwasser zu begünstigen. Im Herbst dagegen tritt eine hohe Nitrat-Konzentration auch bei geringem Nitrat-Überschuß auf. Das heißt, die verminderte Nitrat-Nutzung des Unterwuchses der Fichtenstandorte im Herbst führt dazu, daß Nitrat sofort ausgewaschen wird. Im Sommer wird wohl ein Teil des Nitrat von den Buchen bzw. dem Unterwuchs aufgenommen, da überschüssiges Nitrat nicht in gleichem Maße ausgewaschen wird.

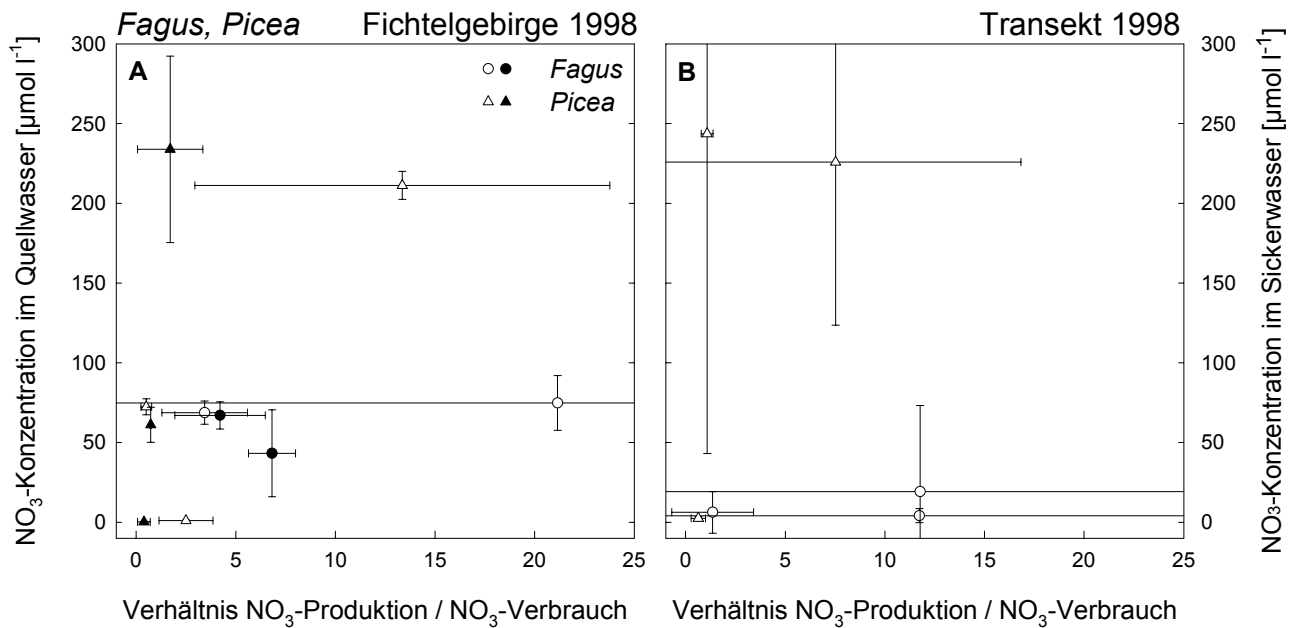


Abb. 6.4-2: Vergleich des Verhältnisses Nitrat-Produktion zu Nitrat-Verbrauch in der Humusaufgabe (Of+Oh) mit der Nitrat-Konzentration im Quell- bzw. Sickerwasser. **A:** Fichtelgebirge. Offene Symbole kennzeichnen die Daten vom Juli, geschlossene Symbole die Daten vom September 1998. Nitrat-Konzentrationen sind als Monatsmittelwerte \pm s.d. dargestellt, $n = 4$. **B:** Transekt. Nitrat-Konzentrationen: Sickerwasser wurde in 50-90 cm Bodentiefe entnommen. Dargestellt sind Mittelwerte \pm s.d. aus allen Beobachtungen des Meßzeitraumes (1992-1998 insgesamt, unterschiedlich für die einzelnen Standorte), Daten aus der CANIF-Datenbank (SCHULZE 2000).

Auf einigen mittel- und nordeuropäischen Transektstandorten wurde die Nitrat-Konzentration im Sickerwasser in 50 – 90 cm Bodentiefe gemessen (ANDERSEN & GUNDERSEN 2000). Die Mittelwerte aus den jeweiligen Beobachtungszeiträumen wurden ebenfalls mit dem gemittelten Verhältnis von Brutto-Nitrifikation zu Brutto- NO_3 -Verbrauch verglichen (Abb. 6.4-2). Unter Buchen scheint kaum Nitrat im Bodenwasser vorhanden zu sein, obgleich in der Humusaufgabe mehr Nitrat produziert als verbraucht wird. Da die pflanzliche N-Aufnahme durch die Versuchsbedingungen ausgeschlossen wurde, könnte die Nitratnutzung der Buchen und der Bodenvegetation ein Auswaschen von Nitrat verhindern, selbst bei hoher N-Deposition. Dies wird in Untersuchungen von Buchenwäldern mit hoher N-Deposition von RENNENBERG et al. (1998) bestätigt. Der Nitrat-Austrag aus den Fichtenstandorten des Transekts ist bis zu 10 mal höher als bei den Buchen (SCHULZE et al. 2000). Das Verhältnis von in der Humusaufgabe produziertem zu verbrauchtem Nitrat scheint dabei nur bedingt von Bedeutung zu sein.

Am französischen Fichtenstandort wird fast alles in der Humusaufgabe produzierte Nitrat auch aufgenommen (Tab. 5.9-1), dennoch weist dieser Standort mit $29 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ den höchsten Nitrat-Austrag der Transektstandorte auf (SCHULZE et al. 2000), obgleich die Netto-N-Produktion geringer ist als der N-Bedarf (Tab. 6.4-2).

Generell scheint also nicht die Diskrepanz zwischen Brutto-Nitrifikation und Brutto- NO_3 -Verbrauch allein für die Höhe bzw. das Vorhandensein des Nitrat-Austrags verantwortlich zu sein. Auch eine hohe N-Deposition an sich ist nicht der entscheidende, aber ein wichtiger Faktor. Das Zusammenspiel von hoher N-Deposition und eingeschränkter Nitratnutzung scheint einen Austrag von Nitrat zu bewirken, wie das Beispiel des deutschen Fichtenstandorts Weidenbrunnen zeigt. Dennoch müssen eine Reihe von - möglicherweise standortspezifischen - Faktoren, die in der vorliegenden Arbeit nicht hinreichend geklärt werden konnten, zusammenkommen, um zu einem erheblichen Nitrat-Austrag zu führen, mit allen Folgen, die Nitrat-Austräge für das Ökosystem Wald und damit letztlich auch für den Menschen haben.

7 Zusammenfassung

Unter natürlichen Bedingungen gilt der N-Kreislauf in terrestrischen Ökosystemen, in dem Mineralisation und Nitrifikation im Boden eine zentrale Rolle spielen, als geschlossenes System. Ausgehend davon wurden in der vorliegenden Arbeit die Brutto-N-Umsatzraten, also die Brutto-Produktion und der Brutto-Verbrauch von Ammonium und Nitrat, in den Humusauflagen europäischer Buchen- und Fichtenwäldern getrennt quantifiziert. Diese wurden dann mit den Netto-Umsatzraten, die nur die Differenz der gleichzeitig ablaufenden Prozesse der N-Produktion und des N-Verbrauchs beschreiben, verglichen. Entlang eines Depositions- und klimatischen Transekts von Nordschweden bis Mittelitalien sowie im Fichtelgebirge – also bei ähnlicher Deposition und Klima – wurde die Abhängigkeit der N-Umsätze von atmosphärischem N-Eintrag und klimatischen Verhältnissen untersucht. Ziel der Arbeit war es zu klären, unter welchen Bedingungen der bodeninterne N-Kreislauf offen oder geschlossen ist.

Mit Hilfe der ^{15}N -Isotopenverdünnungsmethode wurden die Flüsse der Brutto-Mineralisation ($\text{org. N} \rightarrow \text{NH}_4$), des Brutto- NH_4 -Verbrauchs ($\text{NH}_4 \rightarrow \text{mikrobielle NH}_4\text{-Aufnahme} + \text{Nitrifikation}$), der Brutto-Nitrifikation ($\text{org. N} / \text{NH}_4 \rightarrow \text{NO}_3$) und des Brutto- NO_3 -Verbrauchs ($\text{NO}_3 \rightarrow \text{mikrobielle NO}_3\text{-Aufnahme}$) im Sommer und Herbst 1998 bestimmt und der mit der Beutelinkubationsmethode gemessenen Netto-Mineralisation und Netto-Nitrifikation gegenübergestellt. Alle diese N-Umsätze wurden sowohl im Of- als auch im Oh-Horizont der untersuchten Standorte ermittelt.

Die Brutto-Umsatzraten von Ammonium und Nitrat entlang des europäischen Transekts waren mit denen im Fichtelgebirge vergleichbar. Die Brutto-Mineralisation war sowohl unter Buche als auch unter Fichte im Of-Horizont höher als im Oh-Horizont und spiegelt damit den zeitlichen Ablauf des Abbaus organischer Substanz wider. Bezüglich der Brutto-Nitrifikation waren die Unterschiede zwischen beiden Horizonten für die untersuchten Standorte uneinheitlich. Dies gilt ebenfalls für saisonale Effekte, da die im Sommer gemessenen Raten nur z. T. höher waren als die im Herbst. Entlang des Transekts wurden möglicherweise vorhandene saisonale Unterschiede von klimatischen Effekten überlagert.

Auf fast allen Standorten wurde nahezu alles produzierte Ammonium von Mikroorganismen assimiliert oder nitrifiziert. Lediglich am deutschen Standort Weidenbrunnen war Ammonium im Überschuß vorhanden. Insgesamt verbrauchte die Nitrifikation meist weniger als 20 % des

produzierten Ammoniums. Dagegen war der Brutto- NO_3 -Verbrauch auf den nordeuropäischen Standorten z. T. mehr als doppelt so hoch wie die Brutto-Nitrifikation. Die Nitrataufnahme der Mikroorganismen war dort demnach stark substratlimitiert. Das fehlende Vorhandensein von Netto-Nitrifikation auf diesen Standorten bestätigt diesen Befund. Der Vergleich von Brutto- und Nettoumsatzraten zeigte, daß die Netto-Mineralisation und -Nitrifikation die Brutto-Mineralisation und -Nitrifikation nicht vorhersagen konnten. Die Bestimmung der Bruttoumsatzraten gibt damit einen tieferen Einblick in den bodeninternen N-Kreislauf als es mit der Bestimmung von Nettoumsatzraten möglich wäre.

Wassergehalt, pH und Temperatur wurden als wichtige Einflußgrößen auf biogeochemische Prozesse mit den Bruttoumsatzraten von Ammonium und Nitrat korreliert. Es konnte jedoch kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Brutto-Mineralisation bzw. Brutto-Nitrifikation und dem gravimetrischen Wassergehalt oder der Inkubationstemperatur der Bodenproben beobachtet werden. Die zu postulierende positive Beziehung zwischen Brutto-Nitrifikation und dem pH-Wert trat nur teilweise, beispielsweise im Of-Horizont der Fichtengebirgsstandorte, auf, meist war die Bildung von Nitrat unabhängig vom pH-Wert. Als weitere Faktoren, die die Mineralisation und Nitrifikation möglicherweise beeinflussen, wurden das C:N-Verhältnis sowie die Konzentrationen der basischen Kationen und Phosphor bestimmt. Allerdings konnten für die untersuchten Standorte keine einheitlichen Trends in der Beziehung zwischen Brutto-Mineralisation bzw. Brutto-Nitrifikation einerseits und dem C:N-Verhältnis und der Kationen- und Phosphor-Konzentration andererseits beobachtet werden.

Die N-Umsatzraten der beiden europäischen Hauptbaumarten Buche und Fichte unterschieden sich nur z. T. voneinander. Die Brutto-Mineralisation und der Brutto- NH_4 -Verbrauch waren unter Buche höher als unter Fichte - mit Ausnahme des italienischen Fichtenstandorts, bei dem es sich um eine Acker-Aufforstung handelt. Dagegen wies die Brutto-Nitrifikation und der Brutto- NO_3 -Verbrauch der Buchenstandorte etwa gleiche Raten auf wie die der Fichtenstandorte.

Zwischen den N-Umsatzraten und der geographischen Breite konnte kein linearer Zusammenhang gezeigt werden. Die kleinräumige Variabilität innerhalb eines Bestandes bzw. einer Region, in der die klimatischen Bedingungen und die N-Einträge ähnlich sind, war genauso groß wie die Variabilität entlang des Transekts, der einen Gradienten des Klimas und der Deposition darstellt. Trotzdem ist festzuhalten, daß die Brutto-Mineralisation und der Brutto-

NH₄-Verbrauch auf dem nördlichsten Fichtenstandort etwa um den Faktor 10 geringer waren als auf dem deutschen und italienischen Fichtenstandort, also geographische Unterschiede in einem gewissen Rahmen sehr wohl vorhanden waren.

In der vorliegenden Arbeit wurde für die Transektstandorte aus den Brutto-Umsatzraten die jährliche Netto-N-Produktion der Humusaufgabe und damit die N-Menge, die dem Ökosystem pro Jahr zur Verfügung steht, abgeschätzt und dem N-Bedarf des Waldbestandes gegenübergestellt. Nach dieser Abschätzung wären eine Reihe von Standorten (Italien - Fichte, Frankreich - Buche und Fichte, Dänemark – Buche, Südschweden – Fichte) N-unterversorgt, was zum größten Teil durch eine methodisch bedingte Überschätzung der mikrobiellen N-Aufnahme erklärt werden kann. Im Falle des südschwedischen Fichtenstandorts ist auch eine Deckung des N-Bedarfs durch die Aufnahme von organischem N über Mykorrhiza-Pilze plausibel. Dagegen überstieg auf den beiden deutschen Transektstandorten die berechnete N-Verfügbarkeit den Bedarf des Waldbestandes um das 3-4fache.

Von zentraler Bedeutung ist der Einfluß der N-Deposition auf die bodeninterne N-Zirkulation und damit auch auf den Austrag von Nitrat. Der Vergleich des als ungestört geltenden nord-schwedischen Fichtenstandorts mit dem deutschen Fichtenstandort mit hohem N-Eintrag legt nahe, daß bei hoher N-Deposition lediglich die Nitratnutzung vermindert ist, nicht jedoch die Brutto-Nitrifikation. Diese Diskrepanz ist es wohl, die am deutschen Standort zu einem hohen Nitrataustrag führte. Dagegen hatte ein Überschuß an produziertem Nitrat auf den Buchenstandorten keinen nennenswerten Nitrataustrag zur Folge. Der Nitrat-Austrag aus den Fichtenstandorten war bis zu 10 mal höher als bei den Buchenstandorten. Das Verhältnis von in der Humusaufgabe produziertem zu verbrauchtem Nitrat war dabei nur bedingt von Bedeutung, wie das Beispiel des französischen Fichtenstandorts zeigte. Dort wurde fast alles produzierte Nitrat aufgenommen und die Netto-N-Produktion war geringer als der N-Bedarf des Standorts. Dennoch wies dieser Standort mit 29 kg N ha⁻¹ a⁻¹ den höchsten Nitrataustrag aller Transektstandorte auf.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnte keine singuläre Ursache für das Auftreten von Nitrat-Austrag identifiziert werden, obgleich die N-Deposition ein wichtiger Faktor zu sein scheint. Es ist wohl eher eine Reihe von Faktoren, deren standortspezifisches Zusammenspiel dazu führt, ob und in welchen Mengen Nitrat aus dem Waldökosystem ausgewaschen wird.

8 Summary

Under natural conditions, the soil internal N cycle with the key processes mineralisation and nitrification is considered to be a closed system. Based on that, gross N transformation rates, i. e., the gross production and consumption of ammonium and nitrate, respectively, were determined in the humus layer of European beech and spruce forests. Subsequently, these gross rates were compared to net rates, which only represent the difference of the concurrent processes of N production and consumption. The effects of atmospheric N deposition and climate on soil N transformations were investigated along a north-south transect through Europe, representing a gradient in deposition and climate. Furthermore, these processes were studied in spruce and beech forests in the Fichtelgebirge (NE-Bavaria), under similar deposition and climate conditions.

Using the ^{15}N isotope dilution method, the fluxes of gross mineralisation ($\text{org. N} \rightarrow \text{NH}_4$), gross NH_4 consumption ($\text{NH}_4 \rightarrow \text{microbial NH}_4 \text{ uptake} + \text{nitrification}$), gross nitrification ($\text{org. N} / \text{NH}_4 \rightarrow \text{NO}_3$) and gross NO_3 consumption ($\text{NO}_3 \rightarrow \text{microbial NO}_3 \text{ uptake}$) were determined in summer and autumn 1998 and compared to net mineralisation and net nitrification, which were measured using the buried bag incubation method. These N transformations were investigated in the F and H layers of all studied sites.

The gross rates of ammonium and nitrate along the European transect were comparable to those detected in the Fichtelgebirge. The gross mineralisation was higher in the F than in the corresponding H layer, both under beech and spruce and thus reflects the course of organic matter decomposition. Concerning gross nitrification, the differences between both humus layers were inconsistent for the sites studied. This also applies to seasonal effects, as the rates measured in summer were only sometimes higher than those in autumn. Along the transect, possibly existing seasonal differences were obscured by climatic effects.

At almost all sites investigated, nearly all ammonium produced was assimilated by microorganisms or nitrified, solely at the German site Weidenbrunnen ammonium was present in excess. Overall, nitrification consumed less than 20% of the ammonium produced. In contrast to this, at the northern sites gross NO_3 consumption was more than double than gross nitrification. Thus, the nitrate uptake of microorganisms was strongly limited by substrate supply. Also the lack of net nitrification at these sites asserts this finding. The comparison of gross

with net rates showed that net mineralisation could not predict gross mineralisation and net nitrification could not predict the respective gross rate. Thus, determining gross rates provides more insight into soil internal N cycling than would be possible by measuring net rates alone.

Water content, pH and temperature, important factors influencing biogeochemical processes in soil, were correlated with gross rates of ammonium and nitrate turnover. However, a significant relationship could not be found, neither between gross mineralisation or gross nitrification and gravimetric water content or the incubation temperature of the soil samples. The postulated positive relationship between gross nitrification and the pH occurred only partly, for example in the F layer of the sites in the Fichtelgebirge. More often, the production of nitrate was independent of pH. The C:N ratio as well as the concentration of basic cations and phosphorous were considered to be further factors that possibly influence mineralisation and nitrification. But for the sites investigated, no uniform trend in the relationships between gross mineralisation or gross nitrification and C:N ratio or concentration of basic cations or phosphorous could be detected.

N transformations of the dominating European tree species beech and spruce did not always differ from each other. Gross mineralisation as well as gross NH_4 consumption were higher under beech than under spruce – except for the Italian spruce site, which is an afforestation on former arable land. In contrast, gross nitrification and gross NO_3 consumption were comparable in spruce and beech sites.

There was no linear relationship found between N transformations and latitude. The small scale variability within a single site or within a region, with similar climate conditions and N deposition, was as large as along the transect, which represents a gradient in climate as well as in N deposition. Despite this, gross mineralisation and gross NH_4 consumption at the northernmost site were about 10 times less compared to the German and Italian sites, illustrating the existence of geographical differences at a certain scale.

Based on gross transformations, the annual net N production in the humus layer, i. e., the amount of N which is annually available for the ecosystem, was estimated for the transect sites and compared to the N demand of the respective forest stands. According to this estimate, a number of sites (Italy – spruce, France - beech and spruce, Denmark - beech, South Sweden - spruce) would suffer from N undersupply, which could be explained mainly by the

overestimation of microbial N uptake, which is methodically caused. For the South Swedish spruce site, uptake of organic N via mycorrhizal fungi might be an additional source for covering the N demand. In contrast to this, for both German sites the calculated N availability exceeded the N demand of the forest stands by 3 to 4 times.

The influence of N deposition on the soil internal N cycle and thus on nitrate leaching is of central relevance. The comparison of the undisturbed North Swedish with the German spruce site receiving high N deposition suggests that under high N deposition, solely nitrate use is inhibited, but not gross nitrification. It might be this discrepancy that lead in this case to high nitrate leaching under high N deposition regime. However, excess nitrate production did not result in a noteworthy nitrate loss under beech. Nitrate leaching was about ten times higher at the spruce sites than at the beech sites. The ratio of produced to consumed nitrate in the humus layer is only of minor importance, which can be seen from the French spruce site. There, almost all nitrate produced was taken up and the net N production was lower than the N consumption. Still, with about $29 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, this site exhibited the largest nitrate loss along the transect.

In this study, no singular cause for the occurrence of nitrate leaching could be identified, even though N deposition seems to be an important factor. There seem to be a set of factors instead, and their site specific interaction may lead to a substantial export of nitrate out of forest ecosystems.

9 Literaturverzeichnis

- Aber J. et al. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems - hypotheses revisited. *BioScience* 48: 921-934
- Andersen B.R., Gundersen P. (2000) Nitrogen and carbon interactions of forest soil water. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in european forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 332-340
- Andersen M.K., Jensen L.S. (2001) Low soil temperature effects on short-term gross N mineralisation-immobilisation turnover after incorporation of a green manure. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 511-521
- Bauer G. (1998) *Stickstoffhaushalt und Wachstum von Fichten- und Buchenwäldern entlang eines europäischen Nord-Süd-Transektes*. Bayreuther Forum Ökologie, Bayreuth, Bd. 53
- Berg B., Matzner E. (1997) Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest ecosystems. *Environmental Reviews* 5: 1-25
- Berntson G.M., Aber J.D. (2000) Fast nitrate immobilization in N saturated temperate forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 151-156
- Bjarnason S. (1988) Calculation of gross nitrogen immobilization and mineralization in soil. *Journal of Soil Science* 39: 393-406
- Bradley R.L., Titus B.D., Preston C.P. (2000) Changes to mineral N cycling and microbial communities in black spruce humus after additions of (NH₄)₂SO₄ and condensed tannins extracted from kalmia angustifolia and balsam fir. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1227-1240
- Brierley E.D.R., Wood M., Shaw P.J.A. (2001) Influence of tree species and ground vegetation on nitrification in an acid forest soil. *Plant & Soil* 229: 97-104
- Currie W.S. (1999) The responsive C and N biogeochemistry of the temperate forest floor. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 316-320
- Dail D.B., Davidson E.A., Chorover J. (2001) Rapid abiotic transformation of nitrate in an acid forest soil. *Biogeochemistry* 54: 131-146
- Davidson E.A., Hart S.C., Firestone M.K. (1992) Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology* 73: 1148-1156
- Davidson E.A., Hart S.C., Shanks C.A., Firestone M.K. (1991) Measuring gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification by N-15 isotopic pool dilution in intact soil cores. *Journal of Soil Science* 42: 335-349
- De Boer W., Kowalchuk G.A. (2001) Nitrification in acid soils: Micro-organisms and mechanisms. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 853-866
- Di H.J., Cameron K.C., McLaren R.G. (2000) Isotopic dilution methods to determine the gross transformation rates of nitrogen, phosphorus, and sulfur in soil: A review of the theory, methodologies, and limitations. *Australian Journal of Soil Research* 38: 213-230
- Durka W. (1994) *Isotopenchemie des Nitrat, Nitrataustrag, Wasserchemie und Vegetation von Waldquellen im Fichtelgebirge (NO-Bayern)*, Bayreuther Forum Ökologie, Bayreuth, Bd. 11
- Fisk M.C., Fahey T.J. (2001) Microbial biomass and nitrogen cycling responses to fertilization and litter removal in young northern hardwood forests. *Biogeochemistry* 53: 201-223
- Frank C. (1996) *Nitrifikation und N-Mineralisation in sauren und Dolomit-gekalkten Nadelwaldböden im Fichtelgebirge*, Bayreuther Forum Ökologie, Bayreuth, Bd. 36
- Goodale C.L., Aber J.D. (2001) The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11: 253-267

- Gundersen P., Callesen I., de Vries W. (1998a) Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor c/n ratios. *Environmental Pollution* 102: 403-407
- Gundersen P., Emmett B.A., Kjonaas O.J., Koopmans C.J., Tietema A. (1998b) Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests - a synthesis of nitrex data. *Forest Ecology & Management* 101: 37-55
- Hart S.C., Myrold D.D. (1996) ^{15}N tracer studies of soil nitrogen transformations. In: Boutton T. et al. (eds) Mass spectrometry of soils. Marcel Dekker, Inc., New York, S. 225-245
- Hart S.C., Nason G.E., Myrold D.D., Perry D.A. (1994a) Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest - the carbon connection. *Ecology* 75: 880-891
- Hart S.C., Stark J.M. (1997) Nitrogen limitation of the microbial biomass in an old-growth forest soil. *Ecoscience* 4: 91-98
- Hart S.C., Stark J.M., Davidson E.A., Firestone M.K. (1994b) Nitrogen mineralization, immobilisation, and nitrification. In: Page A.L. et al. (eds) Methods of soil analysis, part 2. Microbiological and biochemical properties, vol 5. Soil Science Society of America, Inc, Madison, Wisconsin, S. 985-1018
- Jamieson N., Monaghan R., Barraclough D. (1999) Seasonal trends of gross N mineralization in a natural calcareous grassland. *Global Change Biology* 5: 423-431
- Johnson D.W., Cheng W., Burke I.C. (2000) Biotic and abiotic nitrogen retention in a variety of forest soils. *Soil Science Society of America Journal* 64: 1503-1514
- Kirkham D., Bartholomew W.V. (1954) Equations for following nutrient transformations in soil, utilizing tracer data. *Soil Science Society of America Proceedings* 18: 33-34
- Korsaeth A., Molstad L., Bakken L.R. (2001) Modelling the competition for nitrogen between plants and microflora as a function of soil heterogeneity. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 215-226
- Maag M., Vinther F.P. (1996) Nitrous oxide emission by nitrification and denitrification in different soil types and at different soil moisture contents and temperatures. *Applied Soil Ecology* 4: 5-14
- May C. (1995) *Umsatz von ^{15}N -Ammonium und ^{15}N -Nitrat im Boden unter einem Fichtenaltbestand (*Picea abies* [L.] Karst) am Großen Waldstein (Fichtelgebirge, NO-Bayern)*. Diplomarbeit Universität Bayreuth, 91 S.
- McNulty S.G., Aber J.D., Boone R.D. (1991) Spatial changes in forest floor and foliar chemistry of spruce- fir forests across new-england. *Biogeochemistry* 14: 13-29
- Merilä P., Smolander A., Strommer R. (2002) Soil nitrogen transformations along a primary succession transect on the land-uplift coast in western finland. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 373-385
- Mulvaney R.L., Ashraf M., Azam F., Brooks P.D., Herman D.J. (1994) Evaluation of methods for N- 15 analysis of inorganic nitrogen in soil extracts .1. Steam-distillation methods. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25: 2187-2200
- Myrold D.D. (1999) Transformations of nitrogen. In: Sylvia D.M. et al. (eds) Principles and applications of soil microbiology. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, S. 259-294
- Myrold D.D., Tiedje J.M. (1986) Simultaneous estimation of several nitrogen-cycle rates using N- 15 - theory and application. *Soil Biology & Biochemistry* 18: 559-568
- Nömmik H. (1970) Non-exchangeable binding of ammonium and amino nitrogen by norway spruce raw humus. *Plant and Soil* 33: 581-595
- Nömmik H., Vahtras K. (1982) Retention and fixation of ammonium and ammonia in soils. In: Stevenson F.J. (ed) Nitrogen in agricultural soils. American Soc. of Agronomy, Madison, Wis., S.
- Pastor J., Aber J.D., McLaugherty C., Melillo J.M. (1984) Aboveground production and n and p cycling along a nitrogen mineralization gradient on blackhawk island, wisconsin. *Ecology* 65: 256-268

- Paul E.A., Clark F.E. (1996) *Soil microbiology and biochemistry*, 2nd edition. Academic Press
- Pedersen H., Dunkin K.A., Firestone M.K. (1999) The relative importance of autotrophic and heterotrophic nitrification in a conifer forest soil as measured by n-15 tracer and pool dilution techniques. *Biogeochemistry* 44: 135-150
- Persson T. et al. (2000a) Soil nitrogen turnover - mineralisation, nitrification and denitrification in european forest soils. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in european forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 297-331
- Persson T. et al. (2000b) Experimental sites in the Niphys/Canif project. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in european forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 14-46
- Ploetz C. (1996) *Bruttoumsätze von NH_4^+ und NO_3^- in sauren Waldböden*. Diplomarbeit Universität Bayreuth, 67 S.
- Prescott C.E., Chappell H.N., Vesterdal L. (2000) Nitrogen turnover in forest floors of coastal douglas-fir at sites differing in soil nitrogen capital. *Ecology* 81: 1878-1886
- Rennenberg H., Kreutzer K., Papen H., Weber P. (1998) Consequences of high loads of nitrogen for spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forests. *New Phytologist* 139: 71-86
- Rudebeck A. (2000) *Factors affecting nitrification in european forest soils*. Dissertation SLU, Saghir N.S., Mungwari F.P., Mulvaney R.L., Azam F. (1993) Determination of nitrogen by microdiffusion in mason jars .2. Inorganic N-15 in soil extracts. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 24: 2747-2763
- Scarascia-Mugnozza G., Bauer G.A., Persson H., Matteucci G., Masci A. (2000) Tree biomass, growth and nutrient pools. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in european forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 49-62
- Schimel J.P., Firestone M.K. (1989) Inorganic-N incorporation by coniferous forest floor material. *Soil Biology & Biochemistry* 21: 41-46
- Schulze E.D. (2000) The carbon and nitrogen cycle of forest ecosystems. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in european forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 3-13
- Schulze E.D. et al. (2000) Interactions between the carbon and nitrogen cycle and the role of biodiversity: A synopsis of a study along a north-south transect through europe. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in european forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 468-491
- Sierra J. (1997) Temperature and soil moisture dependence of N mineralization in intact soil cores. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 1557-1563
- Sjöberg R.M., Persson T. (1998) Turnover of carbon and nitrogen in coniferous forest soils of different N-status and under different (NH_4) -N-15-N application rate. *Environmental Pollution* 102: 385-393
- Sorensen P., Jensen E.S. (1991) Sequential diffusion of ammonium and nitrate from soil extracts to a polytetrafluoroethylene trap for N-15 determination. *Analytica Chimica Acta* 252: 201-203
- Stark J.M. (2000) Nutrient transformations. In: Sala O.E. et al. (eds) Methods in ecosystem science. Springer, New York, S. 215-234
- Stark J.M., Firestone M.K. (1995) Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Applied & Environmental Microbiology* 61: 218-221
- Stark J.M., Hart S.C. (1996) Diffusion technique for preparing salt solutions, kjeldahl digests, and persulfate digests for nitrogen-15 analysis. *Soil Science Society of America Journal* 60: 1846-1855
- Stark J.M., Hart S.C. (1997) High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* 385: 61-64

- Ste-Marie C., Pare D. (1999) Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 1579-1589
- Stottlemeyer R., Toczydlowski D. (1999) Nitrogen mineralization in a mature boreal forest, Isle Royale, Michigan. *Journal of Environmental Quality* 28: 709-720
- Thomas K.D., Prescott C.E. (2000) Nitrogen availability in forest floors of three tree species on the same site: The role of litter quality. *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien de la Recherche Forestiere* 30: 1698-1706
- Tietema A. (1998) Microbial carbon and nitrogen dynamics in coniferous forest floor material collected along a European nitrogen deposition gradient. *Forest Ecology & Management* 101: 29-36
- Tietema A., Deboer W., Riemer L., Verstraten J.M. (1992a) Nitrate production in nitrogen-saturated acid forest soils - vertical-distribution and characteristics. *Soil Biology & Biochemistry* 24: 235-240
- Tietema A., Warmerdam B., Lenting E., Riemer L. (1992b) Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of acid forest soils: Moisture and pH. *Plant & Soil* 147: 69-78
- Tietema A., Wessel W.W. (1992) Gross nitrogen transformations in the organic layer of acid forest ecosystems subjected to increased atmospheric nitrogen input. *Soil Biology & Biochemistry* 24: 943-950
- Verburg P.S.J., Van Dam D., Hefting M.M., Tietema A. (1999) Microbial transformations of C and N in a boreal forest floor as affected by temperature. *Plant & Soil* 208: 187-197
- Verchot L.V., Holmes Z., Mulon L., Groffman P.M., Lovett G.M. (2001) Gross vs net rates of N mineralization and nitrification as indicators of functional differences between forest types. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 1889-1901
- Vesterdal L., Raulund-Rasmussen K. (2002) Availability of nitrogen and phosphorus in Norway spruce forest floors fertilized with nitrogen and other essential nutrients. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1243-1251
- Wallenda T. et al. (2000) Nitrogen uptake processes in roots and mycorrhizas. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems, vol 142. Springer, Berlin, S. 122-143
- Werner R.A., Brand W.A. (2001) Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 15: 501-519
- Wessel W.W., Tietema A. (1992) Calculating gross N transformation rates of N-15 pool dilution experiments with acid forest litter - analytical and numerical approaches. *Soil Biology & Biochemistry* 24: 931-942
- Zak D.R., Groffman P.M., Pregitzer K.S., Christensen S., Tiedje J.M. (1990) The vernal dam - plant microbe competition for nitrogen in northern hardwood forests. *Ecology* 71: 651-656
- Zak D.R., Holmes W.E., MacDonald N.W., Pregitzer K.S. (1999) Soil temperature, matric potential, and the kinetics of microbial respiration and nitrogen mineralization. *Soil Science Society of America Journal* 63: 575-584

10 Anhang

A-1: Übersicht Begriffsdefinitionen zu N-Umsatzraten der vorliegenden Arbeit

A-2: Benutzte Korrekturfaktoren zur Abschätzung der jährlichen N-Umsatzraten

A-3: Mittelwerte der Brutto-Umsatzraten der Standorte im Fichtelgebirge und des Transekts

A-4: Mittelwerte der Netto-Umsatzraten der Standorte im Fichtelgebirge und des Transekts

A-1: Übersicht über die in der vorliegenden Arbeit geltenden Begriffsdefinitionen zu den N-Umsatzraten

- N-Umsatzrate: Brutto- oder Netto-Umsatzrate
- N-Brutto-Umsatzrate: Produktion oder Verbrauch von N (es ist also nicht näher spezifiziert, welche mögliche Brutto-Umsatzrate von N gemeint ist)
- Brutto-Umsatzrate von Ammonium: Brutto-Mineralisation, Brutto-NH₄-Verbrauch oder Brutto-NH₄-Immobilisierung
- Brutto-Umsatzrate von Nitrat: Brutto-Nitrifikation oder Brutto-NO₃-Verbrauch
- Brutto-Mineralisation: Brutto-Produktion von Ammonium (= Ammonifikation)
- Brutto-NH₄-Verbrauch: Brutto-Verbrauch von NH₄ (= mikrobielle Assimilation und Nitrifikation)
- Brutto-NH₄-Immobilisierung: Differenz aus Brutto-NH₄-Verbrauch und Brutto-Nitrifikation (= mikrobielle Assimilation)
- Brutto-Nitrifikation: autotrophe und heterotrophe Brutto-Produktion von Nitrat
- Brutto-NO₃-Verbrauch: Brutto-Verbrauch von NO₃ (= mikrobielle Assimilation)
- N-Netto-Umsatzrate: Netto-Mineralisation oder Netto-Nitrifikation
- Netto-Mineralisation: Differenz aus Ammonium- und Nitratproduktion und Ammonium- und Nitratverbrauch (allgemein: Abbau organischer Substanz)
- Netto-Nitrifikation: Differenz aus Nitratproduktion und Nitratverbrauch

A-2: Benutzte Korrekturfaktoren (jährliche Mittelwerte) zur Abschätzung der jährlichen N-Umsatzraten (PERSSON et al. (2000a))

	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>
N-Sw	0,247	
S-Sw / Dk	0,412	0,431
D	0,354	0,354
F	0,352	0,416
I	0,467	0,357

A-3: Mittelwerte (MW) und Standardabweichung (SD) der Brutto-Umsatzraten der Standorte im Fichtelgebirge und des Transekts

Fichtelgebirge											
		Brutto-Mineralisation [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]		Brutto-NH ₄ -Verbrauch [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]		Brutto-NH ₄ -Immob. [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]		Brutto-Nitrifikation [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]		Brutto-NO ₃ -Verbrauch [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]	
		MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD
<i>Fagus</i>											
Sommer											
SCH	Of	5,75	2,06	3,31	3,83	2,67	4,18	0,640	0,773	-0,129	0,791
FRL	Of	5,68	2,96	5,37	2,84	4,56	2,42	1,014	0,397	0,325	0,190
SCH	Oh	2,32	2,10	2,36	2,37	1,52	2,72	0,834	0,400	0,056	0,110
FRL	Oh	2,30	0,78	2,20	0,71	1,94	0,60	0,262	0,314	0,049	0,180
Herbst											
SCH	Of	4,53	0,82	3,97	0,72	3,49	0,93	0,578	0,448	0,043	0,073
FRL	Of	5,76	1,62	5,34	1,91	4,55	1,84	0,791	0,694	0,023	0,269
SCH	Oh	2,23	0,32	2,19	0,36	1,70	0,41	0,494	0,219	0,194	0,100
FRL	Oh	3,51	0,88	3,26	0,92	2,95	0,92	0,309	0,338	-0,110	0,135
<i>Picea</i>											
Sommer											
HL	Of	5,70	0,84	5,47	1,03	5,39	1,05	0,079	0,037	0,147	0,032
RP	Of	6,29	2,83	7,88	2,38	7,49	2,03	0,392	0,458	0,150	0,257
WB	Of	4,02	0,66	3,56	0,84	3,02	0,69	0,540	0,440	-0,031	0,086
HL	Oh	3,79	0,97	4,67	0,97	4,66	1,03	0,012	0,074	0,069	0,059
RP	Oh	3,05	1,57	3,68	1,04	3,49	1,13	0,188	0,135	0,048	0,064
WB	Oh	1,87	0,65	1,45	0,76	1,31	0,76	0,138	0,051	0,007	0,093
Herbst											
HL	Of	5,86	2,49	7,29	2,73	7,10	2,81	0,193	0,135	0,258	0,160
RP	Of	2,38	2,24	3,01	0,86	2,93	0,76	0,076	0,137	0,188	0,116
WB	Of	4,86	3,09	4,79	4,14	4,99	3,92	-0,200	0,327	-0,392	0,285
HL	Oh	2,05	0,34	1,90	0,21	1,70	0,25	0,199	0,056	0,276	0,075
RP	Oh	4,37	1,95	3,54	1,04	3,46	1,05	0,081	0,211	0,557	0,442
WB	Oh	2,37	0,45	1,64	0,33	1,05	0,89	0,596	0,562	0,077	0,344

A-3: Mittelwerte (MW) und Standardabweichung (SD) der Brutto-Umsatzraten der Standorte im Fichtelgebirge und des Transekts (Fortsetzung)

Tranksekt												
			Brutto-Mineralisation		Brutto-NH ₄ -Verbrauch		Brutto-NH ₄ -Immob.		Brutto-Nitrifikation		Brutto-NO ₃ -Verbrauch	
			[μmol g _{TrG} ⁻¹ d ⁻¹]		[μmol g _{TrG} ⁻¹ d ⁻¹]		[μmol g _{TrG} ⁻¹ d ⁻¹]		[μmol g _{TrG} ⁻¹ d ⁻¹]		[μmol g _{TrG} ⁻¹ d ⁻¹]	
			MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD
Fagus												
Sommer												
Dk	Of		7,31	2,00	7,21	1,79	7,12	1,79	0,088	0,223	0,152	0,087
D	Of		5,75	2,06	3,31	3,83	2,67	4,18	0,640	0,773	-0,129	0,791
F	Of		5,07	1,74	7,72	3,10	7,61	3,08	0,105	0,164	-0,075	0,203
I	Of		2,04	0,82	1,80	0,77	1,26	0,62	0,539	0,371	0,147	0,697
Dk	Oh		3,33	1,09	3,12	1,16	3,08	1,13	0,039	0,091	0,089	0,023
D	Oh		2,32	2,10	2,36	2,37	1,52	2,72	0,834	0,400	0,056	0,110
F	Oh		3,68	2,95	4,11	5,78	3,90	5,86	0,201	0,267	-0,123	0,202
I	Oh		1,55	0,68	1,55	0,86	0,98	0,83	0,573	0,274	-0,307	1,243
Herbst												
Dk	Of		7,38	1,10	8,09	1,41	8,30	1,51	-0,212	0,265	0,108	0,056
D	Of		4,53	0,82	3,97	0,72	3,49	0,93	0,578	0,448	0,043	0,073
F	Of		6,00	0,68	6,43	0,54	6,11	0,70	0,321	0,311	0,104	0,054
I	Of		4,96	0,40	5,08	1,14	4,67	1,18	0,432	0,081	0,154	0,127
Dk	Oh		4,84	1,12	4,90	1,16	4,94	1,25	-0,032	0,248	0,075	0,092
D	Oh		2,23	0,32	2,19	0,36	1,70	0,41	0,494	0,219	0,194	0,100
F	Oh		4,90	0,67	5,50	0,74	4,92	1,18	0,583	0,682	0,212	0,268
I	Oh		2,06	0,64	2,23	0,79	1,96	0,68	0,277	0,131	0,065	0,309
Picea												
Sommer												
N-Sw	Of		3,72	2,48	2,76	2,08	1,33	2,01	1,430	0,819	1,361	0,601
S-Sw	Of		5,12	0,58	5,27	0,55	4,01	1,14	1,252	0,659	0,876	0,455
D	Of		4,02	0,66	3,56	0,84	3,02	0,69	0,540	0,440	-0,031	0,086
F	Of		3,04	0,88	3,32	0,92	3,18	0,95	0,138	0,076	0,108	0,044
I	Of		10,91	2,01	15,86	9,05	16,44	10,43	-0,584	1,870	4,872	2,880
N-Sw	Oh		2,91	2,74	0,53	1,68	-0,04	2,11	0,589	0,379	0,691	0,319
S-Sw	Oh		2,65	0,60	2,99	0,72	1,40	1,81	0,995	0,474	0,689	0,280
D	Oh		1,87	0,65	1,45	0,76	1,31	0,76	0,138	0,051	0,007	0,093
F	Oh		2,82	0,51	2,89	0,62	2,64	0,56	0,248	0,128	0,230	0,076
I	Oh		12,29	7,99	17,65	14,94	17,08	7,68	0,572	11,073	8,712	13,434
Herbst												
N-Sw	Of		2,72	0,40	2,80	0,48	2,67	0,40	0,131	0,111	0,382	0,101
S-Sw	Of		2,19	0,49	2,26	0,41	2,21	0,42	0,058	0,019	0,171	0,028
D	Of		4,86	3,09	4,79	4,14	4,99	3,92	-0,200	0,327	-0,392	0,285
F	Of		2,50	0,68	3,01	0,88	2,88	0,95	0,127	0,077	0,149	0,041
I	Of		9,76	1,79	10,08	1,69	9,34	1,71	0,734	0,332	0,719	0,591
N-Sw	Oh		1,61	0,64	1,80	0,77	1,74	0,80	0,066	0,067	0,246	0,083
S-Sw	Oh		1,39	0,35	1,58	0,44	1,58	0,41	-0,006	0,029	0,076	0,055
D	Oh		2,37	0,45	1,64	0,33	1,05	0,89	0,596	0,562	0,077	0,344
F	Oh		1,52	0,19	1,81	0,34	1,69	0,32	0,120	0,025	0,090	0,018
I	Oh		4,17	0,41	4,14	0,42	3,65	0,51	0,647	0,109	0,419	0,145

A-4: Mittelwerte (MW) und Standardabweichung (SD) der Netto-Umsatzraten der Standorte im Fichtelgebirge und des Transekts

		Netto-Mineralisation [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]		Netto-Nitrifikation [$\mu\text{mol g}_{\text{TG}}^{-1}\text{d}^{-1}$]	
		MW	SD	MW	SD
Fichtelgebirge					
<i>Fagus</i>					
SCH	Of	0,099	0,091	0,035	0,027
FRL	Of	0,612	0,154	0,449	0,282
SCH	Oh	0,097	0,039	0,070	0,025
FRL	Oh	0,234	0,037	0,237	0,038
<i>Picea</i>					
HL	Of	0,598	0,097	0,005	0,004
RP	Of	0,566	0,219	0,115	0,075
WB	Of	0,609	0,246	0,416	0,130
HL	Oh	0,228	0,051	0,005	0,003
RP	Oh	0,201	0,069	0,110	0,080
WB	Oh	0,253	0,064	0,164	0,027
Transekt					
<i>Fagus</i>					
Dk	Of	0,731	0,282	0,173	0,273
D	Of	0,099	0,091	0,035	0,027
F	Of	0,752	0,257	0,135	0,118
I	Of	0,299	0,124	0,269	0,137
Dk	Oh	0,508	0,212	0,030	0,034
D	Oh	0,097	0,039	0,070	0,025
F	Oh	0,939	0,290	0,211	0,073
I	Oh	0,184	0,063	0,187	0,066
<i>Picea</i>					
N-Sw	Of	0,128	0,134	-0,001	0,002
S-SW	Of	0,301	0,027	0,000	0,001
D	Of	0,609	0,246	0,416	0,130
F	Of	0,396	0,160	0,123	0,073
N-Sw	Oh	0,030	0,004	0,000	0,001
S-SW	Oh	0,110	0,029	-0,001	0,001
D	Oh	0,253	0,064	0,164	0,027
F	Oh	0,299	0,076	0,096	0,046

Ich danke

Prof. Dr. Ernst-Detlef Schulze für die Möglichkeit zur Promotion und die Arbeit am MPI für Biogeochemie fortzusetzen, sein Interesse an ihrem Fortgang und seine Hilfe bei kritischen Fragen,

Prof. Dr. Nina Buchmann für ihre stete Anregung, ihr offenes Ohr und die kritischen Fragen und Diskussionen,

apl. Prof. Dr. Gerhard Gebauer für die Möglichkeit, die Arbeit an der Universität Bayreuth einreichen zu können,

den CANIF-Partnern und allen am Projekt beteiligten Personen für die Unterstützung während der Probenahmen, die fruchtbaren Diskussionen und den unproblematischen Datenaustausch,

den TAs in Bayreuth (Antje Halwas, Bärbel Scheitler, Marga Wartinger) und Jena (Beate Rothe, Elke Pantschitz, Heike Geilmann, Ines Hilke, Iris Kuhlmann, Sibylle Middelman) für ihren großartigen Einsatz bei der Bewältigung dieser Vielzahl an Proben im Feld - besonders aber im Labor,

Dr. Marife Corre für die Einführung in die Diffusionsmethode,

der "Isotopencrew" des MPI (Dr. Willi Brand, Dr. Roland Werner, Heike Geilmann, Beate Rothe) für die Unterstützung rund um die ^{15}N -Problematik und die exzellente Arbeit bei der ^{15}N -Analytik,

Dr. Christian Wirth, ohne den diese Arbeit wohl keine Statistik enthalten würde,

den "Computerleuten" in Bayreuth und Jena für die stets schnelle Hilfe bei kleinen und großen Katastrophen,

den Bibliotheksteams in Bayreuth und Jena, v. a. Silvia Hildebrand und Linda Müller für den unglaublichen Service und die geduldige Hilfe bei allen Problemen,

meinen Hiwis Susanne und Steffi,

allen, die mich in den letzten Jahren begleiteten, für die Motivation und die vielen Anregungen,

und nicht zuletzt meiner Familie und meinen Freunden, allen voran Silvia und Stefan, ohne deren Zuspruch ich wohl schon längst aufgegeben hätte.